VERSUCH EINER ANALYSE DER ÖKOLOGISCHEN BEZIEHUNGEN ZWISCHEN LYCAENIDEN (LEPIDOPTERA) UND FORMICIDEN (HYMENOPTERA)

von

HANS MALICKY
Biologische Station Lunz, Oesterreich

ABSTRACT

The majority of the species of Lycaenidae in the larval and pupal stages may be facultatively associated with ants. Their ethological, physiological and anatomical adaptations may be regarded as protecting devices preventing the aggression of the ants, particularly by means of copies of intra-specific signals of the latter. They are, in this respect, only one of many ways realized in insects. The association between ants and free-living Lycaenid larvae is not restricted to certain systematical groups. The frequency of certain combinations in the field depends on the abundance and the specific degree of qualification of the partners and, in addition, on the corresponding habitats and activity periods.

Only about ten kinds of Lycaenid larvae are known to live dependently on certain ants within their nests as social parasites. There is no evidence that any case of association between Lycaenidae and ants may be regarded as symbiosis.

The behavior of 52 European ant species, 34 European and two South African kinds of Lycaenid larvae and 11 kinds of European Lycaenid pupae is tested in experiments. The anatomy and histology of the adapted organs of 63 kinds of Lycaenid larvae and 39 kinds of Lycaenid pupae, belonging to 12 sub-families, are described. The possible course of the evolution of the adaptations is discussed.

Gliederung

1.1 Problemstellung.

Von vielen Lycaenidenraupen ist bekannt, daß sie von Ameisen aufgesucht werden, ohne daß diese vorwiegend räuberischen Tiere sie töten und verzehren, wie sie es mit anderen Lepidopterenraupen zu tun pflegen. Die Ursache des Unterbleibens der Ameisenaggression wurde in zwei Organen vermutet, die bei vielen Lycaenidenraupen zu finden sind.

Die klassische Hypothese zur Erklärung des friedlichen Zusammenlebens von Lycaenidenraupen und Ameisen, die auch in Handbücher und in die Populärliteratur übernommen worden ist und auf Thomann (1901) zurückgeht, lautet: Die Raupe bietet der Ameise eine verlockende oder nahrhafte Substanz in Form des von den Newcomerschen Drüsen ausgeschiedenen „Raupenhonigs". Sie bindet dadurch die Ameise an sich, die die Raupe nun als „Nutzvieh" betrachtet und gegen Feinde, vor allem gegen Schlupfwespen und Raupenfliegen, schützt. Die von den Tentakeln des 8. Abdominalsegments ausgeschiedenen (vermuteten) Duftstoffe dienen dazu, die Ameisen auf die Raupe aufmerksam zu machen und herbeizulocken. Das Verhältnis wäre also eine wohldefinierte Symbiose zu gegenseitigen Nutzen der Partner. Man nahm an, daß die Selektion über den geringeren Parasitierungsgrad zugunsten der Individuen wirke, die größere Mengen „Raupenhonig" ausscheiden und dadurch mehr Ameisen an sich binden.

Eine zweite, weniger bekannte Hypothese wurde von Lenz (1917) in die Diskussion geworfen. Die Raupen hätten jene Organe, um die Ameisen von Angriffen auf sich

abzuhalten. Da viele andere Lepidopterenraupen von Ameisen getötet werden, Lycaenidenraupen aber nicht, ist diese Hypothese plausibler und eigentlich evident. Obwohl sie, wie sich zeigen wird, der anderen vorzuziehen ist, sind zu ihrer Stützung noch kaum gesicherte Befunde erbracht worden.

Der Thomannschen Hypothese ist einiges entgegenzuhalten. Erstens gibt es Lycaenidenraupen, die weder Newcomersche Drüse noch Tentakel haben und doch in gleicher Weise von Ameisen besucht werden. Zweitens enthalten die Tentakel bei den von mir geprüften Arten keine Duftdrüsen. Drittens bewegen sich die Parasitierungsraten von Lycaenidenraupen im Freiland, ob sie nun dauernd von Ameisen besucht sind oder nicht, in den bei Lepidopteren üblichen, sehr weiten Grenzen zwischen Null und fast hundert Prozent; signifikante Unterschiede sind nicht bekannt und wohl auch nicht nachweisbar.

Hier scheint mir eine grundsätzliche Bemerkung angebracht. Die Thomannsche Hypothese kam um die Jahrhundertwende auf, zu einer Zeit, in der der Streit der unter anderen durch Haeckel und Wasmann vertretenen Biologenparteien nicht nur unsachliche, sondern sogar weltanschauliche Formen angenommen hatte und man jegliches Beispiel begierig aufgriff, um es nach oberflächlicher oder überhaupt unterbleibender Prüfung als Stütze für die eigene und als Waffe gegen die feindliche Lehre zu verwenden. Hypothesen aus dieser Zeit, deren sich seither kein kritischer Untersucher angenommen hat, sind bis auf den heutigen Tag unverändert überliefert und weiter ausgeschmückt worden.

Die Literatur über das Thema, die u.a. von Hinton (1951) und Warnecke (1932-33) zusammengefaßt wurde, ist relativ umfangreich, aber wenig verläßlich. Da schon im Verlauf dieser Arbeit nicht wenige falsche Angaben berichtigt werden müssen, muß auch anderen mißtraut werden, die sich auf weitere, nicht nachuntersuchte Lycaeniden- und Ameisenarten beziehen. — Zahlreiche Arbeiten in japanischer Sprache konnte ich nicht berücksichtigen.

Das Hauptproblem dieser Arbeit, dem alle anderen Fragen unterzuordnen sind, heißt: Wie kann das Zusammenleben von Ameisen und Lycaenidenraupen erklärt werden? Der Versuch einer Deutung wird in drei Dimensionen zu machen sein:

Erstens sind die Ursachen freizulegen. Die Kausalanalyse kann bis zu ziemlich engen Grenzen vorstoßen, von wo die Korrelationsanalyse weiteres Terrain gewinnt. Zweitens ist die Frage: Wozu mit Schlüssen aus der Analyse der ersten Frage zu beantworten und eventuell durch gezielte Nachprüfung zu ergänzen. So wird die biologische Funktion zu erklären sein. Drittens verbindet die Frage: Wie ist das entstanden? die beiden ersten durch Hinweise, wie aus dem Zweck wiederum eine Ursache werden kann. Die Antwort wird dementsprechend physiologisch — ethologisch — anatomisch, ökologisch und phylogenetisch erarbeitet werden müssen.

Damit die vorliegenden Vergesellschaftungen zustande kommen können, sind verschiedene Faktoren vorauszusetzen, die jeder für sich allein experimenteller und deskriptiver Untersuchung zugänglich sind. Diese Untersuchung ergibt durch Ausschließung der nicht möglichen Kombinationen die Möglichkeiten der im Freiland realisierten Verhältnisse.

Es ist üblich, die „Ameisengäste" nach Wasmann in Synechthren, Synöken, Trophobionten, Symphilen und Parasiten einzuteilen. Eine solche Einteilung nach dem Erscheinungsbild, dem Endeffekt, schafft eher Verwirrung als Uebersicht und ist daher, sobald es der Wissensstand erlaubt, aufzugeben. Die Erforschung solcher Tatbestände muß von den Ursachen ausgehen und nicht vom Erfolg. Tinbergen (1956) hat das für die Ethologie so ausgedrückt:

„Auch heute noch besteht die Neigung, Kausalfragen, sei es des Verhaltens oder

sonstiger Lebensvorgänge, lediglich durch den Hinweis auf ihren Zweck, ihren Nutzen zu beantworten, und das ist meiner Meinung nach ein schweres Hemmnis für den Fortgang ethologischen Forschens."

Diese Arbeit entstand in den Jahren 1963 bis 1968. Für die Ueberlassung von Arbeitsplätzen an mehreren Instituten danke ich den Herren Univ. Prof. Dr. I. Findenegg (Biologische Station Lunz), Univ. Prof. Dr. W. Kühnelt (2. Zoologisches Institut der Universität Wien), Univ. Prof. Dr. H. Löffler (Biologische Station Lunz), Prof. L. P. Mesnil und Dr. H. Pschorn-Walcher (European Station, Commonwealth Institute of Biological Control, Delémont, Schweiz) und Univ. Prof. Dr. E. Reisinger (Zoologisches Institut der Universität Graz). Herr Dr. H. Kutter (Männedorf, Schweiz) übernahm die Determination vieler Ameisen. Zusätzliches Raupen- und Ameisenmaterial verdanke ich den Herren Dr. B. Antalfalvi (Budapest), C. G. C. Dickson (Kapstadt), Prof. Dr. J. C. Downey (Cedar Falls, Iowa, U.S.A.), N. W. Elfferich (Rotterdam), Dr. W. Faber (Wien), Dr. F. Kasy (Naturhistorisches Museum Wien), Dr. F. Lacroix (Wien), K. Mazzucco (Salzburg), V. Puthz (Berlin), K. Rath (Graz) und Dr. R. Sobhian (Meshed, Iran). Bei der Literaturbeschaffung zeigten Frau G. Raimann (Naturhistorisches Museum Wien) und Herr W. Wittmann (Zoologisches Institut der Universität Wien) besonderes Entgegenkommen. Durch Übersenden von Literatur, Auskünfte und sonstige Unterstützung waren mir außer den Genannten behilflich: die Herren Doz. Dr. O. Eichhorn (Delémont, Schweiz), Dr. W. Forster (München), C. Holzschuh (Wien), Dr. D. Otto (Eberswalde, D.D.R.), H. Ritter (Wien), Dr. W. Sauter (Zürich), O. Sterzl † (Wien), Frau Dr. L. Wiest (Wien), Herr Dr. K. D. Zinnert (Konstanz). — Herrn Dr. H. Zwölfer (Delémont) verdanke ich besonders viele allgemeine Hinweise und Diskussionen, die meine Arbeit nachhaltig förderten, und wesentliche materielle Hilfe. Allen sei hier nochmals herzlich gedankt.

1.2 Methodik.

Bei der Beschaffung der Lycaeniden lieferte neben dem Sammeln von Eiern und Raupen im Freiland mittels der üblichen Methoden (Kätschern, Klopfen, Suchen) das Fangen lebender Weibchen zur Eiablage in Gefangenschaft das meiste Material. Einzelheiten siehe bei Malicky (1969). Für die Ameisenversuche holte ich ganze Ameisennester oder, falls sie zu groß waren, Teile davon aus dem Freiland und füllte sie in je einem Blumentopf, der in zwei ineinandergestellten Plastikschalen stand; der Zwischenraum der beiden Schalen enthielt Wasser als Sperre. Lebensdauer und Aktivität in diesen Nestern war je nach Ameisenart verschieden gut, doch fast immer ausreichend. Die bei den Myrmekologen gebräuchlichen Gipsnester (Kutter 1926, Elfferich 1963a) haben sich nicht bewährt. Bei den Versuchen wurde die Raupe auf den Blumentopf oder in die „Arena" gebracht, und zwar so, daß die Ameisen durch das Hinsetzen der Raupe nicht gestört wurden und ihr erst später begegnen mußen. Außer im Labor machte ich auch im Freiland Versuche an freilebenden Ameisen mit mitgebrachten Raupen. Sie wurden in gleicher Weise wie die Laborversuche angesetzt. Da grundsätzlich kein Unterschied im Verhalten zwischen den Freiland- und den Laborameisen zu erkennen war, sind sie nicht getrennt registriert.

Für die Freilandarbeit verwendete ich die üblichen ökologischen Erfassungsmethoden (Barberfallen mit 5 % Formalin, Kätschern, Klopfen).

Der Bau der Raupen wurde mittels Schnittserien untersucht. Die Raupen wurden in

CO_2 betäubt, in Bouinschem Gemisch fixiert und über Alkohol-Toluol in Parafin eingebettet. Das Material war meist gut schneidbar. Die Puppen wurden bald nach der Verpuppung fixiert, bevor sich noch eine zu spröde Cuticula bilden konnte. Einige Raupen mit lokalen Skleriten wurden mittels CO_2 erweicht und über Azeton eingebettet. Verwendet wurde ein Serienschnittmikrotom vom Typ Minot, die Schnittdicke war 10 bis 14 μm. Das Haften der Schnitte während des Färbens wurde durch einen Celloidin-Überzug wesentlich verbessert. Die Färbung erfolgte mit PAF-Halmi, was recht gute Ergebnisse lieferte. AZAN-Heidenhain bewährte sich nicht. Die Newcomerschen Drüsen wurden aus frischen, mit CO_2 betäubten Raupen herauspräpariert und mit Karminessigsäure zur Kernfärbung behandelt. Ein Teil der Raupen wurde zur Prüfung der Cuticularstrukturen mit KOH mazeriert und über die Alkohol-Toluol-Reihe in Eukitt eingeschlossen.

1.3 Material.

Lycaenidae

Der größte Teil der vorliegenden Ergebnisse wurde an mitteleuropäischen Arten erarbeitet, die zu wenigen und stark abgeleiteten Unterfamilien gehören. Von den etwa 30 Unterfamilien der Lycaenidae sind in Mitteleuropa nur etwa 6 vertreten. — Neuere, größere taxonomische Arbeiten stammen von Clark und Dickson (1956a), Clench (1955), Ehrlich (1957, 1958) und Stempffer (1967). In System und Nomenklatur halte ich mir hier an Beuret (1953—1961) und Sauter (1968), doch gebe ich mehreren Gattungen einen anderen Rang, was ich an anderer Stelle (Malicky, 1969) begründe. Das untersuchte Material stammte vorwiegend aus dem östlichen Oesterreich. Einzelne Arten bezog ich aus dem westlichen und südlichen Oesterreich, aus Ungarn, Holland, Südbaden und dem Wallis. Die meisten Arten, inklusive die südafrikanischen *Phasis thero* und *Poecilmitis thysbe,* habe ich lebend in Ameisenversuchen sowie histologisch untersucht. Einige amerikanische Arten und eine australische untersuchte ich nur anatomisch bzw. histologisch. All dieses Material befindet sich in meinem Besitz, ebenso Belegstücke der untersuchten Ameisen. Von weiteren Arten prüfte ich Trockenpräparate eidonomisch. Die komplette Liste gebe ich in Tabelle 3.

Formicidae

Für die Versuche standen nur mittel- und südeuropäische Ameisen zur Verfügung, die vier Unterfamilien angehören. Das Material kam ebenfalls vorwiegend aus den bei den Lycaeniden genannten Gegenden des östlichen Oesterreich. Die mediterranen Arten stammten aus Istrien (Rovinj, Portorož) und Südfrankreich (Umgebung von Avignon, Fontaine de Vaucluse, Mont Ventoux), wo ich ebenfalls Freilandversuche anstellte. In System und Nomenklatur der Ameisen halte ich mich an Gößwald (1954/55) und an die brieflichen Ratschläge von Herrn Dr. Kutter. Die untersuchten Arten sind:

Ponera coarctata Latr.
Neomyrma rubida Latr.
Myrmica laevinodis Nyl. (= *M. rubra* L.)
M. ruginodis Nyl.
M. scabrinodis Nyl.
M. slovaca Sadil
M. schencki Emery
M. deplanata Ruzsky
Stenamma westwoodi Westw.
Aphaenogaster subterranea Latr.
Messor mutica Nyl.
Messor rufitarsis Fabr.
Solenopsis fugax Latr.
Cremastogaster scutellaris Oliv.
C. sordidula Nyl.
Myrmecina graminicola Latr.
Leptothorax acervorum Fabr.
L. affinis Mayr
L. lichtensteini Bondr.
Tetramorium caespitum L.
Pheidole pallidula Oliv.
Dolichoderus quadripunctatus L.
Liometopum microcephalum Panzer
Tapinoma erraticum Latr.

Plagiolepis vindobonensis Lomn.	*Formica (Raptiformica) sanguinea* Latr.
Camponotus herculeanus L.	*F. (Coptoformica) exsecta* Nyl.
C. ligniperda Latr.	*F. (C.) bruni* Kutter
C. vagus Scop.	*F. truncorum* Fabr.
C. cruentatus Latr.	*F. rufa* L.
C. aethiops Latr.	*F. polyctena* Förster
C. lateralis Oliv.	*F. aquilonia* Yarrow
C. dalmaticus Nyl.	*F. pratensis* Retz.
Colobopsis truncata Spin.	*F. lugubris* Zett.
Prenolepis nitens Mayr	*F. (Serviformica) cinerea* Mayr
Lasius (Dendrolasius) fuliginosus Latr.	*F. (S.) fusca* L.
L. alienus Förster	*F. (S.) lemani* Bondr.
L. niger L.	*F. (S.) gagates* Latr.
L. emarginatus Oliv.	*F. (S.) rufibarbis* Fabr.
L. (Chthonolasius) flavus Fabr.	*F. (S.) cunicularia* Latr.
L. (C.) mixtus Nyl.	*Cataglyphis cursor* Fonsc.
L. (C.) umbratus Nyl.	*Polyergus rufescens* Latr.

2 Untersuchungen über den besuch freilebender Lycaenidenraupen durch Ameisen

Die weitaus meisten Lycaenidenraupen leben frei an ihren Futterpflanzen und unterscheiden sich in dieser Hinsicht nicht von anderen Lepidopteren. Ueber die Ernährungsweisen von Lycaenidenraupen berichten Brues (1936), Clark und Dickson (1960), Clausen (1962), Hinton (1951) und Iwase (1953, 1955).

2.1 Das Verhalten von Ameisen gegenüber freilebenden Lycaenidenraupen.

Das Verhalten der Ameisen kann nur analysiert werden, wenn man es gedanklich in möglichst kleine Elemente zerlegt und diese vergleicht. In der folgenden Darstellung wird zuerst eine Uebersicht über die Versuchsergebnisse gegeben, an die sich eine Beschreibung und Deutung der Einzelbewegungen und sonstigen Verhaltenweisen anschließt.

Die gegenseitig bezogenen Verhaltensweisen der Ameisen und Lycaenidenraupen sind grundsätzlich Instinkthandlungen oder auch einfache Reflexe. Für ihre Untersuchung sind die bei Otto (1958: 75—76) und Tinbergen (1956) zusammengefaßten Ergebnisse der Verhaltensforschung zu beachten.

Wenn in dieser Arbeit von Ameisen die Rede ist, sind Angehörige der Arbeiterkaste gemeint. Ausnahmen sind immer ausdrücklich erwähnt. Es ist unrichtig, mit Wheeler (1910) das Arbeiterinnenverhalten als Teil des Weibchenverhaltens zu betrachten, da die Arbeiterinnen nicht verkümmerte, sondern spezialisierte Weibchen sind, was sich auch in der Ausbildung des Zentralnervensystems zeigt (Pandazis, 1930).

Insgesamt wurden über 1000 Einzelversuche im Labor und Freiland angestellt, an denen Individuen der auf den folgenden Seiten genannten Arten beteiligt waren. Da sich des Verhalten der Ameisen gegenüber den meisten europäischen Lycaenidenraupen als qualitativ gleich erwies, gebe ich keine nähere Aufschlüsselung, welche Ameisenarten mit welchen Raupenarten konfrontiert wurden. Hinweise auf die Zahl der mit den einzelnen

---

Die Versuche mit *Messor rufitarsis, Myrmecina graminicola, Cremastogaster sordidula* und *Leptothorax lichtensteini* sind in dieser Tabelle nicht enthalten, weil sich ihre Ergebnisse nicht zur statistischen Auswertung eignen. In den beiden letzten Spalten: + = hoch, — = niedrig, d = durchschnittlich. Die in diesen zwei Spalten nicht bezeichneten Arten zeigen durchschnittliche Verhältnisse oder es war nichts Genaueres zu erkennen (Siehe Tabelle 1).

Tabelle 1. Versuche über das Verhalten von Ameisen gegenüber Lycaenidenraupen.

			In Prozenten der Versuche beobachtet							
	Zahl der Versuche	Zahl der beteiligten Lycaenidenarten	Saugen (= Mundanpressen)	Trillern	Tasten ohne Trillern oder Saugen	Giftspritzen oder Stechen	Beißen	Töten der Raupe	Besuchsfrequenz von Einzeltieren (entspricht der Aktivität)	Stetigkeit (= Dauer des Verharrens bei der Raupe)
Ponera coarctata	4	4			100					
Neomyrma rubida	25	19	28	88	12	8	20			
Myrmica laevinodis	34	24	30	87	6		42	3	+	+
M. ruginodis	8	6	13	38	50	13	25	13	+	+
M. scabrinodis	29	14	17	79	17	3	45	7	+	+
Aphaenogaster subterranea	11	11		27	54		27			
Messor mutica	12	10			75	8	42			
Solenopsis fugax	15	14	11	73	28	7	11			
Cremastogaster scutellaris	40	23	33	70	28		30	3		
Leptothorax acervorum	10	10	70	90	10		10		+	——
L. affinis	11	9		36	63				—	d
Tetramorium caespitum	41	24	20	72	23	10	23			
Pheidole pallidula	13	9	23	62	30		7			
Dolichoderus quadripunctatus	18	12		56	44		28		+	+
Liometopum microcephalum	9	9	22	88	11				+	d
Tapinoma erraticum	28	17	28	71	28		14		+	—
Plagiolepis vindobonensis	22	12	12	36	59	4	4		+	d
Camponotus ligniperda	5	5	40	40	40		100			
C. vagus	16	12	13	31	56		44			
C. cruentatus	1	1	100	100			100			
C. aethiops	15	12	11	53	40		47		d	+
C. lateralis	3	2		67	33					
C. dalmaticus	8	6		38	50					
Colobopsis truncata	8	7		38	50					
Prenolepis nitens	10	10	20	100					—	+
Lasius fuliginosus	5	5	20	40	60		20			
L. alienus	29	21	17	86	14	3	14		+	—
L. niger	20	14	15	55	40	5	25			
L. emarginatus	8	7	38	75	25					
L. flavus	43	26	18	95	5		2		+	+
Formica sanguinea	22	11	14	28	18	46	86	36	+	d
F. exsecta	6	2	17	100						
F. bruni	27	19	26	92		15	52		+	+
F. truncorum	15	14	21	80	11	7	40		d	++
F. rufa	36	15	11	33	53	14	58	14		
F. polyctena	23	12	8	100			4		+	+
F. aquilonia	7	2	14	86	14	14	71		+	+
F. pratensis	25	11	24	64	20	20	80		d	+
F. lugubris	9	6	22	55	44	11	33		d	+
F. cinerea	14	13	14	100		7	28		+	d
F. fusca	13	10	38	69	23		15		—	d
F. lemani	2	2		50	50				—	d
F. gagates	20	11	5	40	60		10		—	d
F. rufibarbis	30	13	20	46	33	43	96	30	+	d
F. cunicularia	8	8		38	50	38	87	38	+	d
Cataglyphis cursor	1	1	100	100					d	——
Polyergus rufescens	12	9			25		8			

Arten insgesamt angestellten Versuche sind in den Tabellen 1 und 5 enthalten. Spezifische Unterschiede sind im Kapitel 2.12 besprochen.

2.11 Versuche in der Literatur.

Systematische Verhaltensversuche sind bisher in größerem Umfang nicht angestellt worden, sondern nur gelegentliche unter meist unkontrollierten Bedingungen. Da sie wegen ihrer Uneinheitlichkeit mit meinen Versuchen nicht verglichen werden können, nenne ich hier nur die Zitate: Chapman (1916a, 1918, 1919, 1919a), Clarke (1954), Donisthorpe (1916, 1927), Elfferich (1963, 1963a, 1965), Frohawk (1903, 1913, 1916), Janmoulle (1960), Jarvis (1958—59), Malicky (1961), Powell (1909, 1917, 1917a, 1918, 1920), Purefoy (1919), Rayward (1907), Van Schepdael (1958), Wilcke (1947). Die meisten dieser Versuche betrafen *Maculinea*-Arten und dienten zur Aufzucht dieser Raupen in Gefangenschaft.

Protokollbeispiel (zur Terminologie siehe Kapitel 2.14)

Formica cinerea, Plebejus argus. 18.5.1965.

21 h 16: Zwei Ameisen tasten sofort, eine trillert dorsal am Prothorax. Eine weitere beißt in den Rückenwulst.

21 h 20: mehrere Ameisen trillern im Nacken und in der Region der Newcomerschen Drüse (dorsal am 7. Abdominalsegment).

21 h 21: Vier Ameisen halten sich bei der Raupe auf, trillern vorwiegend am 7. Abdominalsegment und in Nacken der Raupe.

21 h 40: stets sind etwa 2—5 Ameisen bei der Raupe, trillern am 7. Abdominalsegment und im Nacken. Eine saugt an der Newcomerschen Drüse.

Die Zahl der Ameisen wechselt schnell. Versuch abgebrochen.

2.12 Vergleich des Verhaltens verschiedener Ameisenarten.

Eine Zusammenfassung der an den einzelnen Ameisenarten beobachteten Verhaltensweisen und deren Häufigkeit gibt Tabelle 1. Ausserdem gebe ich kurze Charakteristiken des Verhaltens der untersuchten Arten gegenüber Lycaenidenraupen, wie ich es aus der direkten Beobachtung entnommen habe.

In der Tabelle ist als Vergleichsbasis die Zahl der Versuche gewählt, in denen eine bestimmte Verhaltensweise festgestellt wurde, unabhängig wie oft in diesem Versuch und unabhängig von der Zahl der Ameisenindividuen, die es zeigten. Die jeweils beteiligten Individuen wurden nicht gezählt. Die Zahl der Kontaktfreudigkeit einer Art ergibt sich aus dem Verhältnis der Spalten „Tasten ohne Trillern und Saugen" und „Trillern" zueinander. Die Spalte „Töten der Raupen" hebt die aggressivsten Arten hervor.

Mehrere Arten waren nur zu ganz wenigen Versuchen verfügbar, oder es wurden zwar viele Versuche angestellt, in denen die Versuchsameisen aber aus den noch zu besprechenden Gründen von Inaktivität, Stetigkeit bei anderen Tätigkeiten oder Stimmung nicht voll entsprachen. Diese Fälle sind in die Tabelle nicht aufgenomen.

Soviel ich bemerkte, sind die spezifischen Verhaltensweisen der Ameisen von der Herkunft des Versuchstiere unabhängig.

Ponerinae

Ponera coarctata

In den Beobachtungsnestern hielten sich die Ameisen fast immer in der Erde des Blumentopfes oder unter dem Topf in der Arena auf. Die Versuche waren zeitraubend, weil die Ameisen fast stets einem Hindernis auszuweichen trachteten und deshalb nur

selten dazu kamen, die Raupe überhaupt erst zu berühren. Die Art besucht sicher keine Lycaenidenraupen: erstens zeigt sie nicht einmal Trillern, und zweitens lebt sie praktisch nur im Boden und hat deshalb keine Möglichkeit, welchen zu begegnen. Es wäre aber voreilig, diesen Befund auf alle Ponerinae übertragen zu wollen. Zwar liegt in der Literatur keine einzige Meldung über Raupenbesuch durch Ponerinen vor, doch ist das auch noch nicht systematisch untersucht worden.

Myrmicinae

Neomyrma rubida

Der Besuch an Lycaenidenraupen zeigt alle entsprechenden Verhaltensweisen und ist von durchschnittlicher Intensität und Dauer. Die Tiere pflegen an den Raupen längere Zeit zu verharren, doch sammeln sich nie so viele Individuen um die Versuchsraupe wie bei den kleinen *Myrmica*-Arten. Hemmend war bei den Versuchen im Juli die bei Labor- und Freilandkolonien ausgeprägte Inaktivität.

Myrmica laevinodis, M. ruginodis, M. scabrinodis

Die drei Arten zeigten keinen Unterschied untereinander. Die Aktivität ist gut und nimmt auch im Hochsommer nicht ab. Praktisch immer war Trillern und Saugen zu sehen, und die Raupen waren auf Versuchsdauer (bis zu mehreren Tagen) immer von Ameisen umgeben, die sich oft zu großen Klumpen um sie ansammelten. In einzelnen Fällen wurden jedoch die Versuchsraupen heftig gebissen, getötet und ins Nest geschafft. Dabei war keine Abhängigkeit von der Art der Raupe und der Ausbildung ihrer Organe zu erkennen.

Aphaenogaster subterranea

Bei Versuchen war meist nur Tasten zu sehen, selten Trillern in der Dauer von Sekundenbruchteilen. In allen Fällen verharrten die Ameisen nur wenige Sekunden bei den Raupen, Saugen sah ich nie. Die Aktivität der Versuchsameisen war gut, weshalb die Art offenbar aus ethologischen Gründen keine Lycaenidenraupen besucht.

Messor mutica, M. rufitarsis

Trotz besonderer Bemühungen war bei der ersten Art, obwohl die Versuchstiere recht aktiv waren, an Lycaenidenraupen bestenfalls kurzes Tasten und Beißen, nie aber Trillern und Saugen zu sehen. Die Sommerruhe ist bei dieser Art besonders ausgeprägt, da während dieser Periode die Ameisen nicht einmal zum Futterholen an die Oberfläche kamen. An der zweiten Art wurde in zwei Freilandversuchen zwar kurzes Tasten und Trillern, aber kein Saugen und Verweilen bemerkt. Beide Arten scheinen also als Besucher von Lycaenidenraupen nicht geeignet.

Solenopsis fugax

Die Art bewegt sich sehr langsam, weshalb Versuchsraupen oft erst spät gefunden werden und wegen Zeitmangels abgebrochene Versuche bei Forsetzung wohl doch ein positives Ergebnis gezeitigt hätten. Tasten, Trillern und Saugen waren aber regelmäßig zu sehen, und die Ameisen blieben auf Versuchsdauer an oder auf der Raupe. Die Inaktivität im Sommer ist deutlich.

Cremastogaster scutellaris

ist sehr reaktionsfreudig und zeigt Tasten, Trillern und Saugen. Eine sommerliche Inaktivität war nicht deutlich, wohl aber eine große Stimmungsabhängigkeit der Aktivität, weshalb es in manchen Versuchen nur zum Tasten kam. Auf Versuchsdauer (bis zu

80 Minuten) blieben immer einige Ameisen bei der Raupe. — In den Tropen und Subtropen werden Arten der Gattungen *Cremastogaster* und *Camponotus* am häufigsten als Begleiter von Lycaenidenraupen gefunden (Hinton 1951).

Cremastogaster sordidula

Eine im Labor gehaltene Kolonie war dauernd inaktiv und lieferte nur negative Resultate. Neue Versuche sind nötig, weil die Art im Freiland sehr aktiv ist, an manchen Stellen in großer Zahl die Vegetation bevölkert und Blattläuse besucht.

Myrmecina graminicola

Die Versuche mit dieser Art scheiterten daran, daß die Ameisen nie freiwillig ihre Gänge im Boden des Versuchsnestes verließen. Auch nach Aufstören kam nur kurzdauerndes Tasten an Lycaenidenraupen zustande. Ich kann nicht ausschließen, daß die Art im Versuch vielleicht doch gelegentlich näheren Kontakt aufnimmt, aber unter Freilandverhältnissen dürfte es nicht dazu kommen.

Leptothorax acervorum

Kontakt mit Versuchsraupen erfolgte rasch, Tasten, Trillern und Saugen waren häufig zu sehen. Die Ameisen blieben stets auf Versuchsdauer bei den Raupen.

Leptothorax affinis, L. lichtensteini

Beide Arten waren schwer in Kontakt mit Raupen zu bringen, da sie nur selten die Nester verließen und den Raupen auch immer wieder schon in einiger Entfernung auswichen. War aber Kontakt hergestellt, zeigten sie Tasten, Trillern und Saugen und verweilten lange auf dem Rücken der Raupe. Beißen war nicht zu sehen.

Tetramorium caespitum

Die allermeisten Versuche ergaben, entsprechend der lebhaften Aktivität der Art, Kontakte mit den Raupen mit Tasten, Trillern und Saugen. Gelegentlich war auch Beißen und Stechen zu sehen, doch trugen die angegriffenen Raupen keinen Schaden davon. Einzelindividuen verharrten sehr lange (auf Versuchdauer: bis zu 2 Stunden) an der Raupe, außerdem scharten sich rasch sehr viele Individuen um diese. — Im Hochsommer waren sie im Labor völlig inaktiv. ließen sich wochenlang nicht an der Oberfläche blicken und holten kaum Futter. Auch im Freiland fand ich zu dieser Zeit kaum aktive *Tetramorien.*

Pheidole pallidula

Die kleinen Arbeiter zeigen schnelle Bewegungen, hohe Reaktionsbereitschaft und in den Versuchen fast immer Tasten, Trillern und Saugen. Bei Vertretern der Soldatenkaste sah ich nur Tasten in einem Falle, Trillern und Saugen aber nie. Einzeltiere blieben längere Zeit bei den Raupen (durchschnittlich 5—10 Minuten beobachtet).

DOLICHODERINAE

Dolichoderus quadripunctatus

Die Art, deren Aktivität im Versuchsnest stark von der Wärmestrahlung (der Sonne oder einer Glühlampe) abhing, ist recht reaktionsfreudig. Tasten und Trillern war häufig, Saugen habe ich vermutlich übersehen. Solange die Aktivität der Tiere anhielt, waren stets einige bei der Raupe (im Dauerversuch bis zu 10 Tagen). Sie saßen nicht

fest, sondern liefen weg und wurden durch neu Hinzukommende ersetzt. Durchschnittlich hielt sich ein Individuum etwa 20 Sekunden an der Raupe auf.

Liometopum microcephalum

zeigte Tasten, Trillern und Saugen in den weitaus meisten Fällen. Beißen habe ich nie gesehen. Die Art erwies sich als besonders günstiges Versuchsobjekt, obwohl die Laborhaltung nur auf kurze Zeit gelang. Die Tiere bewegen sich rasch und reagieren schnell, sind sehr heliophil und können im Labor durch Einschalten einer Glühlampe über dem Nest jederzeit aktiviert werden. Daß die Art in der Literatur noch nie als Begleiter von Lycaenidenraupen im Freiland genannt wurde, ist nur ihrer Seltenheit zuzuschreiben.

Tapinoma erraticum

ist eine der wenigen Arten, die trotz etwas verminderter Aktivität in den Sommermonaten bis in den August hinein gute und eindeutige Versuchsergebnisse lieferten. So gut wie immer erfolgte Tasten, Trillern und Saugen. Die Ameisen bewegen sich sehr schnell, und ihre Aktivität ist im Freien stark von Sonnenschein, im Labor von Lampenbestrahlung abhängig, wenn auch nicht in so hohem Maße wie bei den beiden vorigen Arten. Beißen war nie zu sehen. So prompt die Art auf Versuchsraupen reagiert, so wenig vermag sie bei ihnen auszuharren. Selbst Individuen, die eben intensiv getrillert und gesaugt hatten, liefen rasch fort. Raupenarten, die, dem Verhalten verschiedener Ameisen nach zu schließen, besonders „anziehungskräftig" sind, waren wohl auch längere Zeit nach Versuchsbeginn von *Tapinoma* begleitet, doch ersetzten immer wieder neue Individuen die weggelaufenen.

FORMICINAE

Plagiolepis vindobonensis

Tasten, Trillern und Saugen waren oft zu sehen. Die Kontaktfreudigkeit ist mittelmäßig, die Sommerruhe ausgeprägt. Einzeltiere bleiben nur kurze Zeit bei der Raupe. Die geringe Köpergröße macht diese Art besonders zum Besuch endophag lebender Raupen (z.B. *Cupido minimus*) geeignet, da sich in die schmalen Spalten zwischen Raupe und Wand nur Ameisen der Größe von *Plagiolepis* zwängen können.

Camponotus ligniperda, C. herculeanus, C. vagus

Tasten, Trillern und Saugen tritt regelmäßig auf, und die Ameisen verweilen relativ lange an den Raupen. Die Versuche verliefen im Freiland besser als im Labor, weil die Laborkolonien auffallend inaktiv waren. Ausnahmsweise kam es vor, daß Raupen schon vom ersten Zubeißen dieser großen Ameisen verletzt wurden. Fortgesetztes Beißen und Töten der Raupen trat aber nicht auf.

Camponotus cruentatus

Nur ein Freilandversuch: Tasten, Trillern, Saugen, Verharren auf Versuchsdauer (30 Minuten) bei der Raupe.

Camponotus aethiops

Die Versuchstiere waren nicht nur stimmungsabhängig, sondern auch besonders fluchtbereit, weshalb nur bei wenigen Versuchen das komplette Besuchsverhalten zu sehen war. Das Verweilen bei den Raupen dauerte bis Versuchsende (bis zu 60 Minuten). Im Hochsommer waren die Kolonien inaktiv.

Camponotus lateralis, C. dalmaticus, Colobopsis truncata

Arten mit erhöhter Fluchtbereitschaft. Kontakt mit Raupen ergab meist nur Tasten, in Einzelfällen aber deutliches Trillern. Saugen habe ich wohl übersehen.

Prenolepis nitens

Bei allen Versuchen kam Kontakt zustande, und immer war sofort Trillern zu sehen. Beißen trat nie auf, wohl aber Saugen. Es fiel auf, daß nie mehr als 2—3 Ameisen gleichzeitig an der Raupe waren. Neu Hinzukommende liefen nach kurzem Tasten weiter. Die erstgekommenen 2—3 Tiere blieben auf Versuchsdauer (bis über 1 Stunde) bei den Raupen.

Lasius fuliginosus

Durchschnittliche Aktivität, komplettes Besuchsverhalten, längeres Verweilen an den Raupen. Freilandversuche waren erfolgreicher als jene mit der ziemlich inaktiven Laborkolonie.

Lasius alienus

Tasten trat immer auf, Trillern fast immer, Saugen häufig, Beißen gelegentlich. Die Raupen waren, wenn es zum Kontakt kam, immer auf Versuchsdauer (bis zu mehreren Stunden) von Ameisen umgeben. Die Art ist im östlichen Oesterreich die weitaus häufigste Ameise und wird auch in der Literatur als häufiger Begleiter von Lycaenidenraupen im Freiland genannt. Die Zahl dieser Meldungen kann sicherlich um einen Teil der Meldungen über *Lasius niger* vermehrt werden, die von vielen Autoren mit *alienus* verwechselt wurde.

Lasius niger

Wie *L. alienus,* aber ausgeprägtere Sommerinaktivität.

Lasius emarginatus

Gute Aktivität, Tasten, Trillern und Saugen häufig, leichtes Beißen gelegentlich. Einzeltiere verweilen nur wenige Sekunden an den Raupen.

Lasius flavus

Die zahlreichen Versuche ergaben, begünstigt durch wenig stimmungsbeeinträchtigte Aktivität selbst in den Sommermonaten, fast ausnahmslos positive Resultate, was Tasten, Trillern und Saugen betrifft. Beißen war nie zu sehen. Von Verhalten her gesehen könnte *Lasius flavus* die ideale Raupenbegleiterin sein. Die Art ist wegen der leichten Haltung und der Eignung für quantitative Versuche auch ein günstiges Laboratoriumstier.

Formica sanguinea

Grundsätzlich zeigt auch diese Art Tasten, Trillern und Saugen. Im Labor griff sie aber Lycaenidenraupen an und tötete sie, wenn ich diese nicht rasch entfernte. Bei Freilandversuchen stellte sich heraus, daß dieses Töten revierabhängig ist: In unmittelbarer Nähe des Nesteinganges war es immer, in weiterer Entfernung (in den Versuchen 50 cm davon entfernt) nicht zu sehen. Die Art ist also trotzdem zum Besucher von Lycaenidenraupen geeignet. — Die im *sanguinea*-Nest vorkommenden Hilfsameisen verhalten sich zu den Raupen wie in ihren eigenen, reinen Kolonien: *F. cunicularia* und *F. rufibarbis* töten die Raupen ebenso wie *F. sanguinea, F. fusca* hingegen beißt sie nicht, nimmt aber am Zerstückeln teil, nachdem die Raupe von *sanguinea* verletzt worden ist. Für *F. fusca* wirken also erst die Stoffe des Leibesinhalts der Raupe als Auslöser für das Zerstückeln,

für die anderen drei Arten gehen diese auslösenden Reize von der intakten Raupe aus. Offenbar ist der Schwellenwert für den Auslöser des Aggressionsverhaltens bei *F. sanguinea, F. rufibarbis* und *F. cunicularia* im unmittelbaren Nestbereich stark erniedrigt und steigt im Revier auf das normale, durchschnittliche Maß der anderen untersuchten Arten.

Formica exsecta, F. bruni

Leichte Haltbarkeit im Labor, rasches Reagieren und hohe Kontaktfreudigkeit machen diese Arten mit zu den besten Versuchsameisen. Die Versuche liefen fast immer nach dem Schema ab: Nach dem Begegnen folgte Tasten, dann kurzdauerndes Beißen, dann Trillern, oft auch Saugen, und dabei blieben die Ameisen lange (auf Versuchsdauer) in unmittelbarer Nähe der Raupe sitzen. Beim Wegnehmen der Raupe bissen sie heftig in die Pinzette.

Formica truncorum

Von den untersuchten großen Arten der Untergattung *Formica* s.str. ist *truncorum* die einzige, bei der in fast jedem Versuch Kontakt mit der Raupe, Tasten und Trillern auftrat. Sie ließ sich im Vergleich zu diesen auch am längsten im Labor halten und war auch nach längerer Laborhaltung noch recht aktiv. Beißen ohne Verletzen der Raupe kam gelegentlich vor. Die sommerliche Aktivität war im Gegensatz zu verwandten Arten relativ gut. Besonders charakteristisch ist, daß die Einzeltiere in den Versuchen auffallend lange fast regungslos bei den Raupen sitzen und nur von Zeit zu Zeit schwache Tast- und Trillerbewegungen machen bzw. saugen.

Formica rufa

Die Art ist sehr aktiv und reagiert rasch, weshalb es in den Versuchen fast immer zum Kontakt kam. Wie bei den verwandten Arten sind zwar alle Komponenten des Besuchsverhaltens vorhanden, aber das Verhalten dieser Art scheint in noch höherem Grade plastisch zu sein als bei jenen. Es läuft nicht so sehr nach einem starren Schema ab wie z.B. bei *Formica bruni*; einzelne Elemente (Tasten, Trillern) können ausfallen oder übersprungen werden. Einzeltiere verharrten nur wenige Sekunden bei den Versuchsraupen. — Besonders „unberechenbar" ist *Formica rufa* beim Beißen. In manchen Fällen stellte sie anfängliches Beißen nach dem Saugen ein, in anderen dauerte Beißen neben dem Saugen länger an, und in wieder anderen Fällen wurde die Raupe, obwohl Saugen auftrat, von den Ameisen getötet und als Fleischbeute ins Nest geschleppt. Es schienen nun Freilandversuche angebracht, um zunächst die Bestätigung dieses Verhaltens zu finden, aber auch um seine eventuelle Revierabhängigkeit, analog zu den Versuchen an *F. sanguinea,* zu prüfen. So wurden verschiedene Lycaenidenraupen einerseits etwa einen halben Meter vom Nesthügel entfernt, andrerseits auf den Hügel selber gesetzt. Diese Versuche fanden mehrere Male an *Formica rufa*-Nestern an verschiedenen Orten statt. Wenn die Raupen im „Revier" angegriffen, gebissen, mit Gift bespritzt und getötet wurden, so geschah das auch auf dem Nesthügel. Bei anderen Gelegenheiten hingegen zeigten die Ameisen an den Raupen weder im Revier noch auf dem Nesthügel aggressives Verhalten. Beide Möglichkeiten kamen am selben Tag an verschiedenen Nestern vor. Andrerseits kamen beide Möglichkeiten im Labor an den selben Kolonien an verschiedenen Tagen vor. — Das Töten von Lycaenidenraupen ist also bei *Formica rufa* nicht revierabhängig, sondern stimmungsabhängig. Auffallenderweise habe ich bei ihren nächsten Verwandten aus der *F. rufa*-Gruppe kein solches Verhalten, wohl aber bei *Myrmica*-Arten, gesehen.

Dieser Befund sollte angesichts der wirtschaftlichen Bedeutung der „Roten Waldameisen" an größerem Material nachgeprüft werden. — Die Haltung von *Formica rufa* gelang im Labor nur für kurze Zeit, weshalb Freilandversuche ergiebiger waren. Im Sommer störte die ausgeprägte Inaktivität der Tiere auch im Freiland.

Formica polyctena, F. aquilonia

Diese als besonders räuberisch bekannten Arten, die am häufigsten zur künstlichen Ansiedlung in Raupenschadgebieten verwendet werden, waren den Lycaenidenraupen gegenüber gar nicht aggressiv. Selbst ganz leichtes, vorübergehendes Beißen war in den Versuchen selten. Tasten und Trillern war häufig, Saugen seltener zu sehen. Die Arten sind stimmungsabhängig, und im Freiland waren die Versuche unergiebig, wenn die Ameisen mit Blattlausbesuch oder Eintragen von Baumaterial beschäftigt waren. In den Laborversuchen verweilte *polyctena* sehr lange bei den Raupen.

Formica pratensis), F. lugubris*

Zu Beginn der Versuche trat regelmäßig Beißen auf, manchmal auch Giftspritzen auf die Raupe. Nach dem Beginn von Trillern und Saugen klang das Beißen stets ab. Einzeltiere verweilten auf Versuchsdauer (bis zu 20 Minuten) bei den Raupen. Verletzt oder getötet wurde in den Versuchen keine einzige Raupe.

Formica cinerea

ist eine sehr lebhafte, reaktionsfreudige Ameise, die in den Versuchen immer Trillern und bei genügender Versuchsdauer auch Saugen zeigte. Raupen in ihrem Aktionsbereich wurden dauernd begleitet, sei es, daß einzelne Individuen lange blieben, sei es, daß weglaufende rasch durch neue ersetzt wurden. Für Versuche im Labor ist sie sehr gut geeignet.

Formica fusca, F. lemani, F. gagates

Arten mit hoher Fluchtbereitschaft, bei denen im Versuch der Kontakt mit den Raupen schwer herzustellen ist. Sie zeigten das komplette Besuchsverhalten. Einzeltiere blieben gelegentlich sehr lange bei den Raupen (bis zu mehreren Tagen). Die Inaktivität im Hochsommer ist deutlich.

Formica rufibarbis, F. cunicularia

Diese Arten verhalten sich gegenüber Lycaenidenraupen genau wie *F. sanguinea,* der sie aber systematisch nicht sehr nahe stehen. Freilandversuche mit *rufibarbis* in einiger Entfernung vom Nesteingang (Versuchsanordnung wie bei *F. sanguinea*) zeigten normales, komplettes Besuchsverhalten.

Cataglyphis cursor

In dem einzigen Freilandversuch trat sehr rasch Tasten, Trillern und Saugen auf. Der Besuch einer Ameise dauerte aber nur je 1—2 Sekunden. Die Art hat die weitaus raschesten Bewegungen von allen untersuchten Ameisen.

---

*) Ich habe nicht geprüft, ob meine Versuchstiere sichere *pratensis* Retz. (= *nigricans* Yarrow nec. Em) waren oder ob eventuell auch *F. nigricans* Em. (= *cordieri* Bondr.) dabei war. Im Gebiet, aus dem die Versuchskolonien stammten, kommen beide vor. Das scheint aber nicht allzu wichtig zu sein, da nach Kutter (1965) die Artberechtigung von *nigricans* nicht sicher erwiesen ist.

Polyergus rufescens

In den meisten Versuchen war trotz lebhafter Aktivität der Ameisen kein Kontakt mit den Raupen herstellbar. In Einzelfällen erfolgte sehr kurzes Tasten. Beißen war nicht zu sehen, selten nur leichte Intentionsbewegungen dazu. *P. rufescens* ist als stark abgeleitete Form zu werten, die manche Verhaltensweisen, selbst die der selbständigen Nahrungsaufnahme, verloren hat. So ist es nicht verwunderlich, daß sie zu den Lycaenidenraupen nicht in Beziehung tritt. Jedoch beschränken sich ihre vielzitierten „Raubinstinkte" auf das Erbeuten fremder Puppen und das Abwehren der Verteidiger. Zum Erbeuten von Tieren zur Ernährung ist *Polyergus* nicht imstande. So ist es verständlich, daß sie auch den Lycaenidenraupen nicht feindlich gegenübertritt.

Von den untersuchten Arten sind also folgende aus Verhaltensgründen nicht als Besucher von Lycaenidenraupen geeignet: *Ponera coarctata, Aphaenogaster subterranea, Messor mutica, M. rufitarsis, Myrmecina graminicola* und *Polyergus rufescens*. Außerhalb von Europa mag es Arten geben, denen das Trillern primär abgeht. Vielleicht gehören u.a. die Dorylinae und enige kleinere, früher zu den Ponerinae gestellte Gruppen hieher (siehe Cavill und Robertson, 1965). Im Rahmen dieser Arbeit war es nicht möglich, das Verhalten aller europäischer oder auch nur mitteleuropäischer Ameisen zu untersuchen. Von den Sozialparasiten stand nur *Polyergus rufescens* zur Verfügung; eine Reihe parasitischer, aber auch unabhängig lebender Arten könnte noch weitere wichtige Informationen liefern (vgl. Kutter, 1969).

2.131 Physiologische Grundlagen der Ameisenbiologie.

Von den mitteleuropäischen Ameisen dürften so gut wie alle Arten zumindest nebenbei räuberisch leben, ausgenommen extreme Sozialparasiten. Das Erbeuten lebender Tiere und das Verzehren frischer tierischer Substanz ist für die Ameisen wichtig (quantitative Angaben bei Ayre, 1960 und Lange, 1960), und so wird jedes Tier passender Größe im Aktionsbereich der Ameisen umso gefährdeter sein, über je weniger spezifische Schutz- oder Abwehreinrichtungen es verfügt. Der Selektionsdruck, der von den Ameisen in dieser Hinsicht ausgeht, ist wegen ihrer sozialen Lebensweise und großen Volksstärke viel größer als der anderer räuberischer Arthropoden, die nie so hohe Populationsdichten erreichen wie Ameisen. Das primäre Problem beim Eingehen einer Vergesellschaftung mit Ameisen ist: Wie verhindert der Partner, von der Ameise gefressen zu werden? Ist dies gelöst, kann er sich nahezu unbegrenztes Luxurieren bezüglich der Ameisenvergesellschaftung erlauben.

Die zweite wichtige Ernährungsweise der Ameisen ist die mit Honigtau, den Verdauungsresten verschiedener Homopteren, Sie hat, Eisner und Brown (1958) zufolge, wesentlich zur Evolution des „sozialen Magens" und der Trophallaxis vieler Ameisen beigetragen. Die Verhaltensweisen, die die Ameisen beim Besuch von Homopteren zeigen, sind offenbar identisch mit jenen beim Besuch von Lycaenidenraupen.

Der Gesichtssinn spielt bei den großen, tagaktiven Arten wie *Formica* s.str. *Raptiformica, Coptoformica, Cataglyphis* etc. eine wichtige Rolle. Die Winkelgeschwindigkeit eines Objektes in ihrem Sehfeld löst bei höheren Werten Angriff aus, obzwar die Bewegung in vielen Fällen auch mechanisch wahrgenommen wird. Auf sich bewegende Objekte unterhalb einer gewissen Größe gibt es keine Reaktion (Panic, 1963).

Der Geschmackssinn ist bei Ameisen gut ausgebildet (Schmidt, 1938) und für den Besuch von Lycaenidenraupen vermutlich wichtig.

Hauptsitz des Geruchs- und des mechanischen Sinnes ist der Fühler (Bernard, 1951:

1010). Funktionell sind diese beiden Sinne auf dem Fühler derart integriert, daß Forel schon vor langer Zeit einen topochemischen Sinn postuliert hat, was noch immer hypothetisch sein dürfte (Schneider, 1964). Diese beiden Sinne sind für die Vergesellschaftung der Ameisen mit Lycaenidenraupen am wichtigsten.

Der Ausbildungsgrad des Zentralnervensystems (Bernard 1951, Brun, 1952, Pandazis, 1930) geht mit der Befähigung zum Besuch von Lycaenidenraupen nicht parallel, da sowohl Arten mit sehr großen Corpora pedunculata als auch welche mit starker Reduktionen im ZNS dafür nicht geeignet sein können.

Die voneinander unterscheidbaren, immer wiederkehrenden Einzelbewegungen der Ameisen in bestimmten Situationen werden von Aktivität, Stimmung und Stetigkeit modifiziert.

2.132 Stetigkeit.

Die Stetigkeit bei bestimmten Tätigkeiten ist für das Verhalten gegenüber Lycaenidenraupen insofern wichtig, als sie die Dauer der Anwesenheit der Ameisen bei den Raupen im Freiland bestimmt. Sie ist jedoch nicht der einzige bestimmende Faktor: Bei Arten mit geringer Stetigkeit, aber hoher Aktivität wird der gleiche Effekt erreicht, da sich auch dann jederzeit Ameisen bei der Raupe aufhalten.

Die Stetigkeit, unter der man die Dauer des Verharrens bei einer bestimmten Tätigkeit versteht, ist bis zu einem gewissen Grade artkonstant, wenn sie auch stark vom physiologischen Augenblickszustand abhängt. Innerhalb eines Ameisenvolkes schwankt nach Otto (1958) das Maß der Stetigkeit individuell stark und ist bei polymorphen Arten mit der Größe (und damit der Kastenzugehörigkeit mit allen anatomischen und physiologischen Differenzen korreliert (Eidmann, 1927, Goetsch, 1929, Goetsch und Eisner, 1930). Ebenso muß man die Arbeitsleistung zur Stetigkeit rechnen, die eine gute experimentelle Vergleichsbasis verscheidener Arten gibt (Sakagami und Hayashida, 1962).

Über die artverschiedener durchschnittlichen Stetigkeiten einiger Ameisen beim Besuch von Lycaenidenraupen gibt die Tabelle 1 Anhalt. Anscheinend ist über die Faktoren, die den Grad der Stetigkeit bei Ameisen bedingen, noch nichts bekannt. Vermutlich ist sie endogen bedingt und wird durch Außenreize gesteuert.

2.133 Allgemeine Aktivität.

Die Aktivität der Ameisen, ihre Reaktionsbereitschaft und ihre Bewegungsgeschwindigkeit sind artspezifisch, werden endogen variiert und hängen von Außenfaktoren ab. Über die Artunterschiede können der Tabelle 1 Hinweise entnommen werden. Eine durchgehende Korrelation mit irgend welchen äußeren Merkmalen, der Größe oder autökologischen Fakten besteht nicht. Von den Außenfaktoren, die die allgemeine Aktivität beeinflussen, ist die Temperatur weitaus am wichtigsten, während Licht, Luftfeuchtigkeit, Regen und Wind weniger wichtig sind (Bodenheimer und Klein, 1930, Bruns, 1954, Soulié, 1955, Stumper, 1922).

Einen Punkt weiß ich nicht recht zu deuten. Es ist eine Art von Inaktivität der meisten untersuchten Arten im Sommer. Sie äußert sich darin, daß die Versuchsameisen ab etwa Juni sowohl im Labor als auch im Freiland nicht das normale Verhalten gegenüber Lycaenidenraupen zeigen oder dazu sichtlich „keine Lust haben". Das ist umso merkwürdiger, als Brutpflege, Nahrungssuche usw. bei den meisten Arten anscheinend unverändert weitergehen, ja an Intensität noch zunehmen, und als die Ameisenvölker gegen den Spätsommer zu ihre größte Individuenstärke erreichen. Vielleicht ist diese Erscheinung

eine Art von Stimmung; weil sie aber nicht kurzfristig wechselt und weil von ihr alle Angehörigen nicht nur einer Kolonie, sondern einer Art ergriffen sind, zähle ich sie lieber hier auf. Einie ausgesprochene Sommerruhe konnte ich im Freiland aber nur bei wenigen Arten finden. Über diese merkwürdige Inaktivität, die die meisten Ameisen im Sommer zu den Versuchen mit Lycaenidenraupen unbrauchbar macht, habe ich keine Literaturhinweise gefunden, und ich muß mir auch versagen, ihren Ursachen experimentell nachzugehen. Bemerkenswert ist aber, daß einige Arten (siehe Kapitel 2.12) eine solche Inaktivität nicht zeigen.

Mit der allgemeinen Aktivität nimmt die Frequenz des Ameisenbesuches an den Lycaenidenraupen zu. Umgekehrt muß aber nicht immer hohe Besuchsfrequenz bei hoher Aktivität vorkommen: hier spielt die Stimmung der Ameisen hinein.

Die Aggressivität hat mit der allgemeinen Aktivität vermutlich mehr zu tun als irgend ein anderer Faktor. Der Begriff der Stetigkeit ist hier nicht sehr angebracht, weil die Aggressivität keine Tätigkeit, sondern ein dauernd latent vorhandener Zustand ist — vergleichbar mit der Spannung eine Mausefalle. Der ungefähre Grad der Aggressivität der untersuchten Ameisen ist in Tabelle 1 festgehalten. Man sieht, daß er nicht unmittelbar mit dem sonstigen Verhalten zusammenhängt: Gute Besucher von Lycaenidenraupen können sowohl sehr bissige (*Formica bruni*) wie auch wenig aggressive Ameisen (*Prenolepis nitens*) sein. Innerhalb einer Art (bzw. bei den selben Versuchstieren) hängt er jedoch, wie viele Beobachtungen zeigten, eng mit der allgemeinen Aktivität zusammen. Man könnte hier einwenden aus der Bezeichung „Aggressivität" ginge nicht hervor, ob es sich um intraspezifische Aggression, Verteidigung oder Beutefang handle. Ich verstehe darunter die Gesamtheit der Verhaltensweisen, die eine unmittelbare Schädigung des Angegriffenen zur Folge haben. Ob die äußerlich ganz gleich ablaufenden Bewegungen des Stechens, Beißens und Giftspritzens jeweils einer der drei genannten Funktionen dienen, läßt sich nur für den Beobachter subjektiv aus der Situation erkennen. Ob die Ameise eine gleiche Einteilung trifft, ist zweifelhaft.

2.134 Die Stimmung der Ameisen.

Die Stimmung eines Tieres beruht auf verschiedenem Erregungsgrad der für die einzelnen Verhaltensweisen verantwortlichen (angenommenen) Zentren im ZNS. Zum Ausdruck kommt sie dadurch, daß die Individuen je nach dem Zeitpunkt und sonstigen Umständen bestimmte und verschiedene Tätigkeiten bevorzugen, zu anderen aber nur sehr schwer zu bringen sind. Beeinflußt ist sie von endogenen und exogenen Faktoren. Auf der individuell verschiedenen Stimmung zu bestimmten Tätigkeiten beruht in hochentwickelten Ameisensozietäten die Arbeitsteilung und gleichzeitig die Regulationsfähigkeit des Staates als Ganzes (Otto, 1958). Da die Stimmungszentren für die einzelnen Tätigkeiten einander in der Regel neben- und nicht untergeordnet sind, kann eine Ameise nicht gleichzeitig zweierlei tun. Eine neue Tätigkeit (hier also: Raupenbesuch mit Trillern und Saugen) wird erst aufgenommen, wenn der Auslöser dafür gegenüber z.B. dem Bauarbeit-Auslöser übermächtig wird. Relativ geringe Stimmung zum Besuch von Lycaenidenraupen bei Einzeltieren ist angesichts des sozialen Status der Formiciden für unser Hauptproblem nebensächlich, wird aber in dem Maße bedeutungsvoller, in dem solche Tiere in der Kolonie dominieren. Solche Arten sind dann als Raupenbesucher ungeeignet, wie bei *Messor* und *Aphaenogaster* zu sehen ist.

2.14 Spezielle Verhaltensweisen, die Ameisen beim Besuch von Lycaenidenraupen zeigen.

Am Verhalten der Ameisen bei Besuch freilebender Lycaenidenraupen kann man

folgende Verhaltensweisen unterscheiden: Tasten, Trillern und Saugen. Dazu kommt das Beißen und das Tragen von Raupen, das aber für die in Ameisennestern lebenden Raupen biologisch wichtig ist und an anderer Stelle besprochen wird. Es ist möglich, daß sich diese Verhaltensweisen noch weiter teilen lassen, als es in dieser Arbeit geschieht. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Bewegungen ist in obiger Reihung (vgl. Abb. 1): am häufigsten kommt Tasten vor, seltener Trillern und noch seltener Saugen. Man könnte so den Grad der Beziehungen zwischen Ameisen und Lycaenidenraupen ausdrücken, indem Saugen nur bei sehr hoher Intensität des Verhältnisses aufträte, doch ist diese Vorstellung zu ungenau und gleichzeitig zu heuristisch, so daß die Gefahr einer unrichtigen Verallgemeinerung besteht. Dazu kommt noch, daß, wenn auch selten, die eine oder andere dieser Verhaltensweisen ausfallen kann oder zumindest dem Beobachter nicht erkennbar ist.

Die drei Bewegungsweisen können jederzeit in umgekehrter Richtung abfolgen, sobald eine der (in Abb. 1) weiter rechts stehenden erreicht wurde. Selten wird eine davon abrupt abgebrochen, indem die Ameise beispielsweise sofort nach dem Saugen wegläuft. Normalerweise wird der Besuch der Ameise an einer Raupe durch das komplette Durchlaufen der genannten Verhaltensweisen in umgekehrter Reihenfolge beendet.

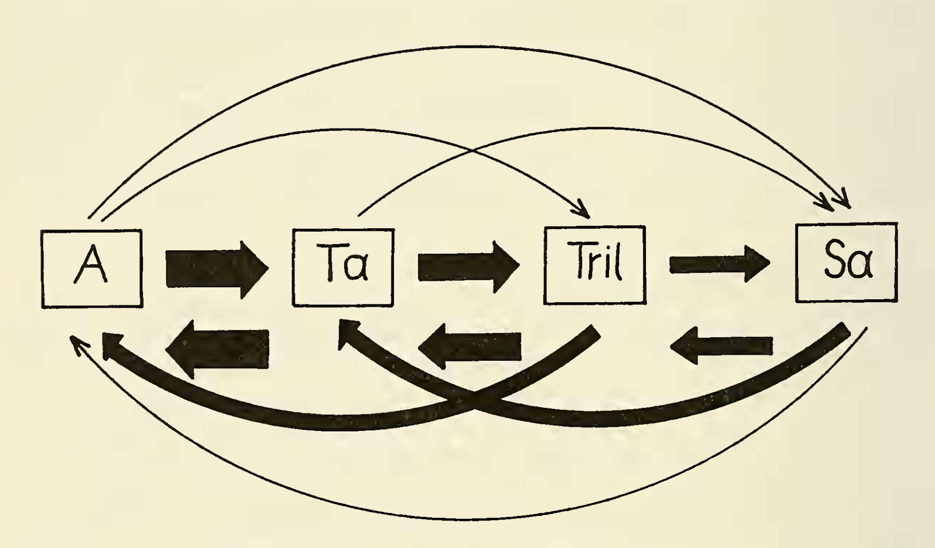


Abb. 1. Schema des Verhaltens von Ameisen gegenüber Lycaenidenraupen. A — Ausgangsstellung Ta — Tasten. Tril — Trillern. Sa — Saugen.

2.141 Das Tasten.

Das Tasten ist eine allgemeine Orientierungsbewegung der Fühler der Ameise. Der Fühlerschaft steht dabei ungefähr rechtwinkelig seitlich ab, und zwischen Schaft und Geißel wird ein ungefähr rechter Winkel eingehalten. Die Bewegung verläuft streichend und tastend über die vor der Ameise liegende Fläche, wobei ein leichtes Strecken und ein anschließendes, gegen den Kopfvorderrand gerichtetes Einziehen des Fühlers erfolgt. Die Bewegungen der beiden Fühler sind unabhängig voneinder (Abb. 2). Während des Tastens kann die Ameise sitzen oder laufen.

Die Frequenz des Tastens ist, verglichen mit der des Trillerns, niedrig und bewegt sich in der Größenordnung von einer Sekunde pro Oszillation (vgl. Abb. 2). Dies hängt aber sehr stark von der Ameisenart ab: bei *Tapinoma erraticum* ist die Bewegung um ein Mehrfaches schneller als beispielsweise bei *Ponera coarctata.* Als Beispiel in Abb. 2 ist *Myrmica laevinodis* genommen. Die Werte sind aus Filmaufnahmen herausgemessen und erfassen nur die horizontale Bewegungskomponente, nicht aber die vertikale. Die Senkrechten stellen die jeweilige Entfernung der Fühlerspitze von der Mitte des Kopfvorderrandes dar, wobei die vielen kleinen kurzzeitigen Schwankungen in erster Linie auf die Meßungenauigkeit zurückzuführen sind.

Die Tastbewegung ist meines Wissens noch nirgends eingehender beschrieben worden. Sie ist von der Trillerbewegung eindeutig zu unterscheiden, wenn auch manche konkrete Bewegungsabläufe zeitlich Übergänge dazu zeigen.

Als Auslöser des Tastens würde ich ganz unspezifische, allgemeine Reize vermuten. Diese Bewegung ist in so gut wie allen Situationen zu sehen. Ameisen, die über die Tastbewegung nicht verfügen, sind mir nicht bekannt.

2.142 Das Trillern.

In meinen Versuchen habe ich die leicht erkennbare Trillerbewegung als Kriterium für vollständiges Besuchsverhalten genommen. Der Fühlerschaft steht vom Kopf seitlich ab, und die Geißel ist spitz eingewinkelt, so daß ihr Distalende sich nahe vor den Mandibeln befindet. Die Bewegung besteht, wie beim Tasten, aus einer Horizontal- und einer Vertikalkomponente. Der Ablauf der Horizontalkomponente von *Myrmica laevinodis* ist in Abb. 2 zu verfolgen. Aus dem Diagramm geht hervor, daß, wie beim Tasten, die Fühler sich nicht symmetrisch synchron, sondern unabhängig voneinander bewegen. Es kommt auch vor, daß der eine Fühler tastet, der andere trillert (allerdings nur kurzzeitig). Eine volle Hin- und Herbewegung beim Trillern dauert im Durchschnitt bei *Myrmica laevinodis* etwa eine Zehntelsekunde, bei größeren *Formica*-Arten ungefähr doppelt so lang. Größere Arten trillern im allgemeinen langsamer als kleine (Ausnahmen: *Cataglyphis* etc.).

Das Trillern ist eine Nahorientierungsbewegung und dient augenscheinlich dem Untersuchen von Gegenständen, die sich unmittelbar vor den Mundwerkzeugen der Ameise befinden. Darüber hinaus ist es ein Signal zur Verständigung mit Nestgenossen, aber auch mit anderen Tieren. Die Trillerbewegung der Fühler tritt in verschiedenen Funktionskreisen des Ameisenverhaltens auf und kann mit Bewegungen anderer Körperteile kombiniert sein. Am häufigsten ist es beim Einander-Füttern der Ameisen zu sehen; sowohl die Anbietende als auch die Bettelnde zeigen es, wenn auch in etwas verschiedener Ausprägung. Eine Analyse des Fütterungsvorganges der Adulten untereinander gibt Wallis (1961). Er spricht von „palpation", läßt aber nicht erkennen, ob damit das Trillern in meinem Sinne oder Trillern und Tasten zusammen zu verstehen ist; auslösend für das Fütterungsverhalten inklusive Trillern ist nicht ein spezifischer Reiz, sondern ein sehr weit gefaßtes Schema von Reizen ("wide range of stimuli"). Die „palpation" hält Wallis für den Ausdruck des Erregungsgrades, wobei auf der höchsten Stufe auch die Vorderbeine an der Bewegung teilnehmen. Das Trillern kommt aber auch bei der Trophallaxis zwischen Larven und Adulten (Le Masne, 1953) und beim Besuch von Homopteren (Kloft, 1959) vor. Wallis (1963) erwähnt Trillern bei *Formica sanguinea* als Teil des Aggressionsverhaltens. Nach seiner Beschreibung zu schließen, könnte es

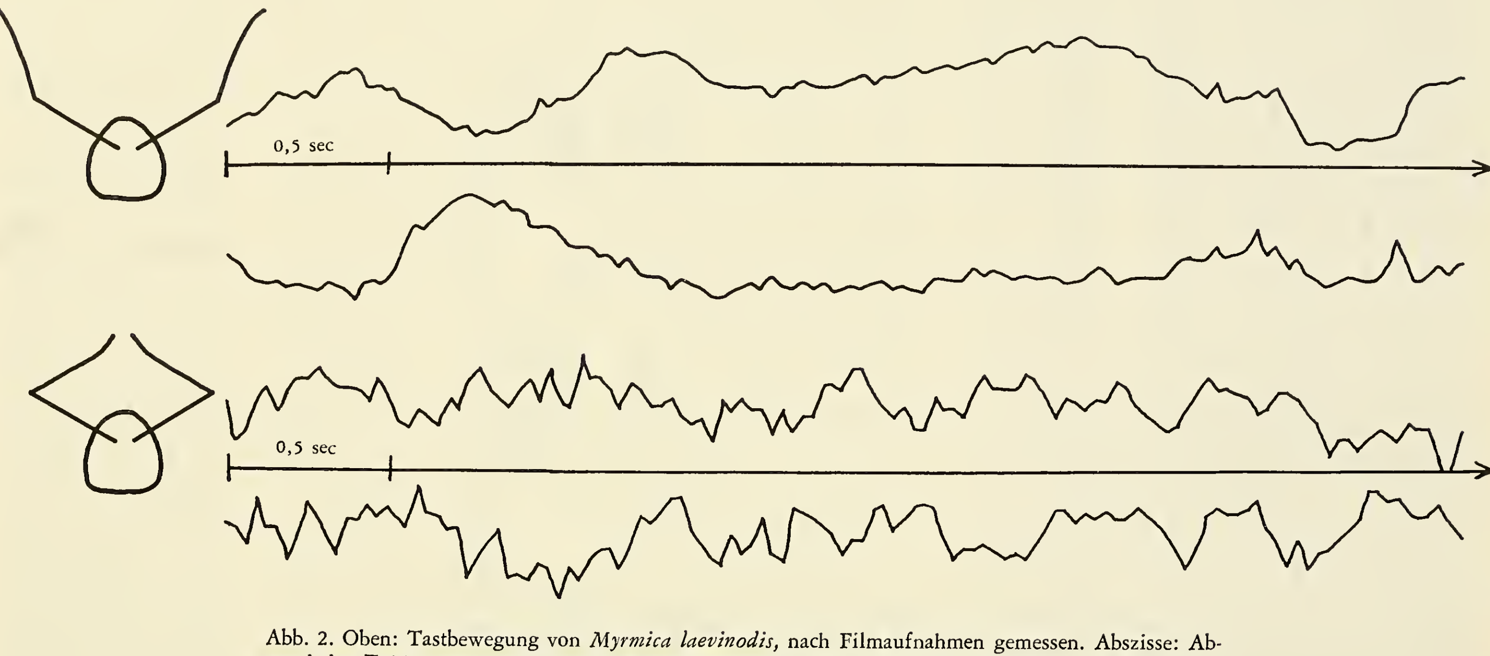


Abb. 2. Oben: Tastbewegung von *Myrmica laevinodis*, nach Filmaufnahmen gemessen. Abszisse: Abstand der Fühlerspitze vom Kopfvorderrand. Ordinate: Zeit. Darunter: Trillern von *M. laevinodis*. Die Kurve ist stark zackig, die Oszillationen haben wesentlich kürzere Perioden als beim Tasten. Links: Zugehörige Fühlerstellungen

dort im Ubersprung auftreten. Bei *F. fusca* fand er es in dieser Situation nicht. Über die Auslöser des Trillerns bei Lycaenidenraupen siehe Kapitel 2.34.

Die Trillerbewegung ist bei Ameisen nicht allgemein in gleicher Form und Bedeutung vorhanden. Andrerseits ist sie ihnen nicht allein eigen, weil eine ähnliche Bewegung auch bei Bienen (Free, 1956) und wohl noch bei anderen sozialen Hymenopteren vorkommt. Ob es den Männchen fehlt, scheint nicht untersucht zu sein. In Verbindung mit der Trophallaxis kommt es generell bei Myrmicinae, Dolichoderinae und Formicinae vor. Das sind die gleichen Ameisen, die auch Blattläuse und Lycaenidenraupen besuchen. Das Gegenseitig-Füttern, verbunden mit Trillern, kommt auch bei verschiedenen als primitiv angesehenen Ameisen vor (Haskins und Whelden, 1954, Le Masne, 1953). Andrerseits fehlts es auch stark abgeleiteten Ameisen wie *Polyergus* (Beck, 1961) und *Messor*. Indes fehlt es hier nicht absolut, sondern es tritt nur sehr selten auf. Das rechtfertigt die vorgefaßte Meinung, daß es diesen Arten sekundär verloren gegangen ist, und zwar, wie ich vermute, auf dem Weg der mutativen Erhöhung der Reizschwelle.

2.143 Saugen und Mundanpressen.

Das dem Trillern folgende Saugen ist als Kriterium für das Besuchsverhalten der Ameisen nicht verläßlich, weil es auch sonst bei der Nahrungsaufnahme auftritt (Le Masne, 1953

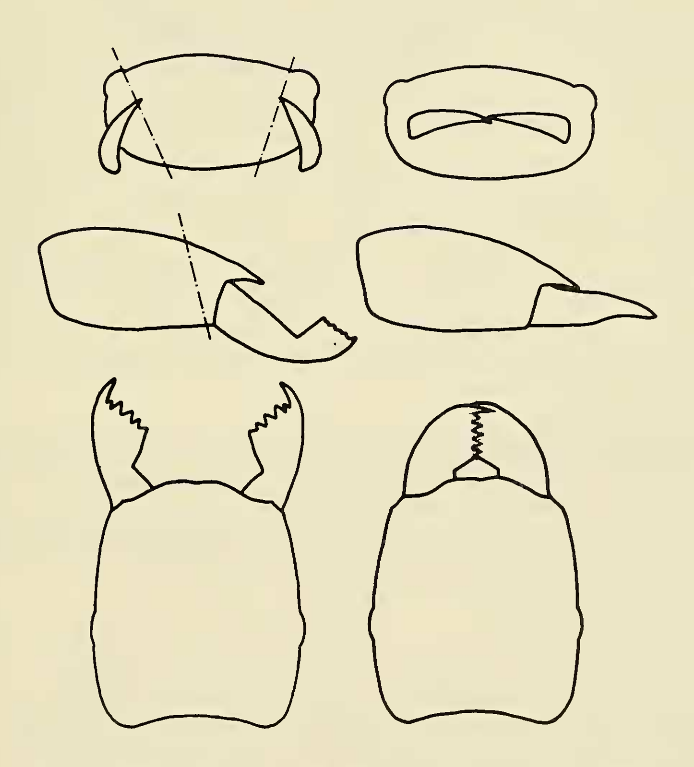


Abb. 3. Bewegungsschema der Mandibel einer Ameise (*Formica bruni*) in Vorder-, Lateral- und Vertikalansicht

Wallis, 1961, 1962). Als Saugen bezeichne ich ein Senken des Kopfes bis zum Anpressen an die Unterlage bei gleichzeitiger Aufnahme flüssiger Nahrung. Während des Saugens an den Lycaenidenraupen halten die Ameisen die Fühler meist bewegungslos. Eine ganz gleiche Bewegung sah ich aber auch an Raupen, die keine Newcomersche Drüse haben. Eine Flüssigkeitsaufnahme kann hier nicht stattfinden, weshalb ich die Bewegung dann als Mundanpressen bezeichne. Ich nehme aber an, daß beides die selbe Verhaltensweise ist und daß die auslösenden Reize nicht nur von der dargebotenen Flüssigkeit, sondern auch von den Spurenreizstoffen ausgehen, die die Porenkuppeln ausscheiden. Immerhin ist eine genaue Analyse des Vorganges ausständig.

Im Gegensatz zur bisher herrschenden Meinung ist nicht die Aufnahme des „Raupenhonigs" der Newcomerschen Drüsen für die Ameisen der wesentliche Grund für ihr Besuchsverhalten. Verglichen mit dem Trillern, das an den Lycaenidenraupen zweifellos vom Sekret der Porenkuppel-Organe ausgelöst wird, ist das Saugen ein mehr oder weniger akzessorischer Vorgang, nicht häufig (siehe Tabelle 1) und nicht obligat. Dafür spricht besonders die Reduktion der Newcomerschen Drüsen bei einigen Arten.

2.144 Das Beißen.

Das Beißen ist am Gegeneinanderpressen der Mandibel zu erkennen, ist grundlegend für jede Zerkleinerungstätigkeit und dient auch der Verteidigung. Die äußerlich sichtbare Bewegungsform ist immer ganz einförmig und in Abb. 3 festgehalten.

Bei Versuchen kann man auftretendes Beißen manchmal deutlich einer Angriffs- oder einer Verteidigungssituation zuordnen. Ich trachtete die letztere Möglichkeit stets auszuschalten, weshalb das in Tabelle 1 und in Kapitel 2.12 angeführte Beißen fast immer in Angriffssituation aufgetreten, also durch die Raupe selbst ausgelöst worden ist. Verteidigungssituation war aber am Ende vieler Versuche gegeben, als die Raupe entfernt werden mußte, bei welcher Gelegenheit die Ameisen in die Pinzette bissen. Die tatsächliche Auslösesituation, von den Ameisen her gesehen, wurde aber nicht untersucht.

Aggressionsverhalten (Analysen bei Wallis, 1962, 1962a, 1963) und damit Beißen der Ameisen (jedoch auch Giftspritzen und Stechen) ist recht leicht auszulösen. Ameisen haben ein sehr weites Angriffsauslöseschema, das angesichts ihrer Räuberei auf Kosten beliebiger Lebewesen und der sehr geringen Spezialisierung auf bestimmte Beute biologisch verständlich ist. Im Gegensatz dazu haben Ichneumoniden, Spheciden, Pompiliden usw. äußerst spezifische Angriffsauslöser, entsprechend ihrer hohen Brutfürsorge-Spezialisierung auf bestimmte Beute.

Töten der Beute bzw. von Raupen in Versuchen ist ein komplexer Vorgang, der andauerndes Beißen enthält. Nicht in physiologischen Ausnahmesituationen (wie offenbar bei *Formica rufa* und *Myrmica* spp.), sondern als artcharakteristischer Dauerzustand, kommt das andauernde Beißen, das mit dem Tod der Raupe endet, bei *Formica sanguinea, F. rufibarbis* und *F. cunicularia* vor. Ausgenommen diese Fälle, war das Beißen beim Besuch von Lycaenidenraupen fast nur zu Beginn des Versuches zu sehen und erlosch meist nach wenigen Sekunden.

Für das Verständnis der Wirkung von Ameisenbissen auf Raupen ist nicht nur die Kenntnis vom Bau des Raupeninteguments (siehe Kapitel 2.22), sondern auch die von der Konstruktion der Ameisenmandibeln nötig. An ihnen unterscheidet man den Incisiv- und den Molarteil. Oft ist nur ein allmählicher Übergang der Zahngrößen zu bemerken (*Myrmica* spp., *Leptothorax* spp., *Lasius fuliginosus*), manchmal ist der spitze, bohrende Incisivteil von schneidenden Molarteil scharf getrennt (*Neomyrma rubida*), wobei dessen

Zähne verschieden groß sein können. Parallelen dazu gibt es in der Ernährungsweise. Abweichend sind die *Polyergus*-Mandibeln gebaut, denen der Molarteil fehlt und mit denen jegliches Beißen oder Schneiden und das Fassen anderer als zylindrischer Gegenstände unmöglich ist.

Die Wirkung der Ameisenbisse auf Lycaenidenraupen ist wegen der angepaßten Gestalt von deren Körperdecke (Kap. 2.21, 2.22) viel geringer als auf andere Raupen. Ein Vergleich der Ameisenmandibel mit denen anderer räuberischer Insekten zeigt, daß diese „Beißwülste" nur gegen Bisse von Ameisen wirken können (Abb. 4). Käfermandibel oder Spinnencheliceren würden sie ganz leicht durchdringen, abgesehen von der mit der Öffnungsweite der Mandibel durchschnittlich großer Ameisen auffallend übereinstimmenden Dicke der Beißwülste. Die Mandibel räuberischer Käfer, die ökologisch als Raupenfeinde in Betracht kommen, sind weit größer.

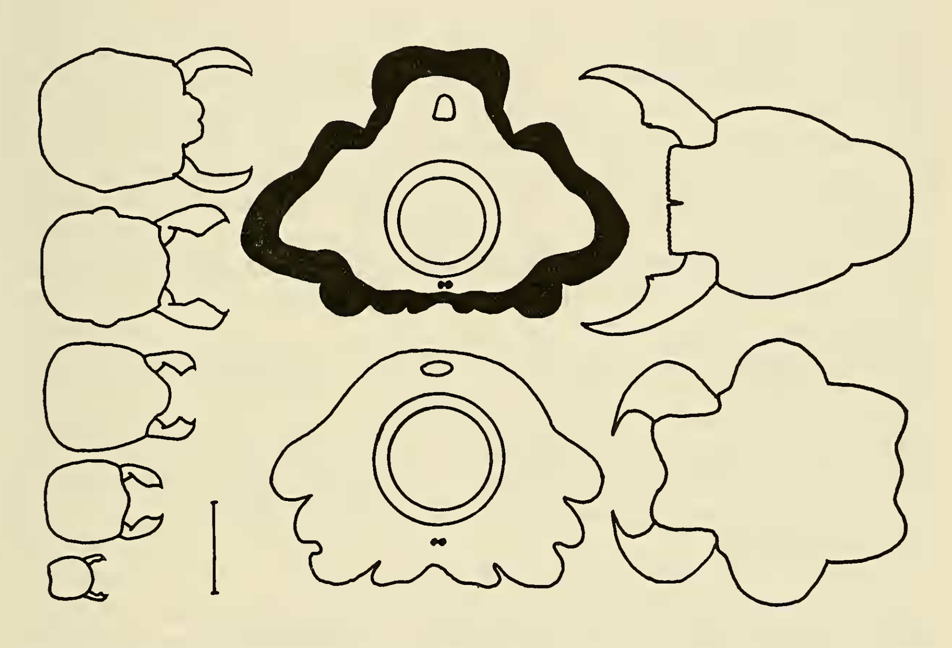


Abb. 4. Schema, das die Wirksamkeit der dicken Cuticula und ihrer Wülste von Lycaenidenraupen gegen Bisse von Ameisen und ihre Unwirksamkeit gegen Bisse von anderen Raubinsekten zeigen soll. Mitte von oben: Querschnitte durch *Polyommatus daphnis* (Lycaenidae) und *Malacosoma castrense* (Lasiocampidae). Rechts von oben: Kopfumrisse räuberischer Käfer: *Philonthus* sp. (Staphylinidae) und *Xylodrepa quadripunctata* (Silphidae). Links: Kopfumrisse von Ameisen, von oben: *Polyergus rufescens, Neomyrma rubida, Formica cinerea, Lasius flavus, Plagiolepis vindobonensis.* Maßtab: 1 mm

2.145 Spritzen mit Ameisensäure und Stechen.

Diese beiden Verhaltensweisen (Cavill und Robertson, 1965, Wallis, 1962) traten in den Versuchen wiederholt auf. Eine Beziehung zu Bau oder Verhalten der Raupen ließ sich nicht erkennen. Beide waren offenbar stimmungsabhängig und immer Bestandteil eines aggressiven Verhaltens, das mit Beißen begann. Gestochene oder stärker mit Säure bespritzte Raupen gingen zugrunde, ob sie den *Lycaenidae* oder anderen Familien angehörten.

2.2 Anatomie und Histologie der angepaßten Organe der Lycaenidenraupen.

2.21 Die Gestalt der Lycaenidenraupen.

Für die mitteleuropäischen Lycaenidenraupen ist, mit Ausnahme von *Nemeobius lucina,* eine lateral verbreiterte, dorsal gewölbte Gestalt charakteristisch, die ihnen den Namen „Asselraupen" eingetragen hat. Ihre Körperdecke ist, wie aus den Abb. 4 und 10 hervorgeht, in artcharakteristischer Weise in Wülste verschiedener Lage differenziert. Seitenwülste sind immer ausgeprägt; die paarigen Rückenwülste fehlen bei den Lycaeninae, bei *Maculinea alcon* und *Iolana iolas*, wo sie durch schwache Querwülste auf jedem Segment ersetzt sind. Bei verschiedenen Arten kommen dorsal noch zapfenartige Gebilde hinzu, so bei *Fixsenia pruni* oder *Strymonidia w-album.* Bei den meisten Arten laufen die Rückenwülste parallel; bei *Thecla betulae* divergieren sie dreieckförmig im vordersten Körperabschnitt.

An den hervortretenden Teilen erreicht die Cuticula ihre größte Dicke, und dort liegen nur minder wichtige Organe wie Fettkörper und Hautdrüsen darunter. Wichtige, empfindliche Organe, wie Dorsalgefäß und Zentralnervensystem, liegen am Grund von Einbuchtungen des Integuments, das dort auch in der Regel dünner ist. Der Kopf ist sehr klein und kann zwischen Hautwülste ganz eingezogen werden. Er sitzt nicht terminal, sondern an einem langen „Hals" ventral am Prothorax. Die Anordnung der Wülste bewirkt ganz offensichtlich einen Schutz der empfindlichen Organe: mechanische Einwirkungen werden von den dicken, vorspringenden Wülsten aufgefangen und unschädlich gemacht. Diese Konstruktion muß sich besonders vorteilhaft bei Bissen räuberischer Tiere auswirken. Verstärkt wird die Wirkung durch Haare, die an den Wülsten besonders lang und stark sind.

Die Wülste treten nicht jederzeit gleich stark der Körperkontur hervor. Mit zunehmenden Wachstum der Raupe nivellieren sie sich, so daß eine Raupe mit maximal möglicher „Füllung" einen annähernd drehrunden Querschnitt zeigt. Selbst in solchen Fällen kommen die Wülste noch zur Geltung, indem sie doch etwas vorspringen und mechanische Beschädigungen auffangen können. Ebenso liegen auch dann noch die empfindlichen Organe unterhalb einer Grube der Außenfläche, weshalb sie nach wie vor besser geschützt sind.

Die Raupe von *Poecilmitis thysbe* aus Südafrika ist zwar ebenfalls asselförmig, doch hat sie einen großen, terminal sitzenden und nicht zurückziehbaren Kopf.

Die Raupen von *Nemeobius lucina, Phasis thero, Apodemia mormo* und *Feniseca tarquinius* haben normale, wurmförmige Gestalt und unterscheiden sich darin nicht von den Raupen der meisten anderen Familien. Ihre Köpfe sind groß und stehen terminal frei vor.

Die Raupen zweier Lepidopterenfamilien werden ihrer Gestalt wegen oft mit denen der Lycaeniden verglichen: Zygaenidae und Limacodidae (= Cochlidiidae)*). Die Ähnlichkeit zwischen Lycaeniden- und Zygaenidenraupen ist nur scheinbar. Bei genauer Betrachtung erkennt man in einer Zygänenraupe den wenig veränderten, etwas gedrungenen, wurmförmigen „Urtyp" der Raupe, der ausgesprochene Längs- und Querwülste felhen. Gemeinsam mit den Lycaeniden ist nur die extrem dicke Cuticula. — Manche Limacodiden haben ebenfalls dicke Cuticulae und dazu noch seitliche Wülste, deren funktionelle Bedeutung ich aber nicht untersucht habe. Über ökologische Beziehungen zu Ameisen ist nichts bekannt.

---

*) Unterscheidungsmerkmale siehe bei Malicky (1969).

2.22 Die Cuticula.

Bau und Physiologie der Körperdecke von Lepidopterenraupen sind häufig untersucht worden (Heims, 1956, Lower, 1956, Takahashi, 1959, Way, 1950). Zusammenfassende Arbeiten bringen Locke (1964), Richards (1958), Weber (1933) und Wigglesworth (1948, 1957, 1959). Es erübrigt sich also, auf allgemein vorhandene Eigenschaften einzugehen, und es sollen hier nur die Punkte hervorgehoben werden, durch die das Integument der Lycaenidenraupen besonders auffält.

In mikroskopischen Schnitten, aber auch schon bei der Sektion und selbst bei aufmerksamer Betrachtung intakter Raupen fällt die enorme Dicke der Cuticula auf. Einige Werte der Gesamtdicke können aus Abb. 5 abgelesen werden. Die Dicke schwankt sehr je nach der Zeit, die seit der letzten Häutung verstrichen ist, und auch je nach dem Fortschreiten des Auflösungsstadiums vor der nachfolgenden Häutung. Die Höchstwerte liegen bei erwachsenen Raupen zwischen etwa 200 und 300 μm. Die Cuticula ist auch am selben Individuum nicht einheitlich dick, sondern an exponierten Stellen viel dicker als am Grund von Falten und an Intersegmental- und Gelenkshäuten, wie die Abb. 4 andeutet. Die Dicke nimmt selbstredend auch im Verlauf der Metamorphose mit dem allgemeinen Größenwachstum zu.

Diese Feststellungen gelten für alle untersuchten Arten. Auch *Nemeobius lucina,* obwohl keine Beziehungen zu Ameisen zeigend, hat eine wesentlich dickere Cuticula als Vertreter anderer Familien, die vergleichsweise untersucht wurden (siehe Abb. 5). Die Cuticulae anderer Raupen vergleichbarer Größe erreichen ungefähr 5—30 μm. Die einzige Ausnahme, die gefunden wurde, zeigen Zygänenraupen, die erwachsen eine etwa 200 μm dicke Cuticula haben. Hier liegt aber eine etwas abweichende funktionelle Bedeutung vor: zwar schützt die dicke Haut auch sie vor Ameisenbissen, doch ist sie nicht so wie bei den Lycaeniden in Falten gelegt, enthält dafür aber große Behälter mit Wehrsekreten, die auf Ameisen abschreckend wirken.

Histologisch sind an der Cuticula der Lycaenidenraupen zwei Schichten unterscheidbar. An der Außengrenze liegt ein äußerst feines Häutchen von unter 1 μm Dicke. Es färbt sich in der PAF-Färbung gelb, mit AZAN rot an. Die gleichen Farbtöne haben auch die peripheren Cuticula-Anteile der Haare. Dieses Häutchen kann mit der Epicuticula gleichgesetzt werden. Bei Behandlung mit konzentrierter kalter Schwefelsäure bleibt es allein übrig.

Sklerite habe ich auch in den an die Epicuticula angrenzenden Teilen mit folgenden Ausnahmen nicht gesehen, auch keine allgemeine Sklerotisierung in diesem Bereich. Lokale Sklerite liegen u.a. am 1. Thorakalsegment dorsal („Nackenschild"). An diesen Stellen färbt sich die äußere Partie der primären Endocuticula mit PAF tiefer blau. Ansonsten aber färbt sich die dicke Schicht mit AZAN hellblau, mit PAF-Gemisch violettblau. Muskelapophysen sind dabei dunkler in der betreffenden Farbe. Eine Differenzierung in Außen- und Innenschichten zeigt sich bei den genannten Färbungen nicht. Die pilz- oder kegelförmigen Sklerite der Exocuticula, die Heims (1956) und Lower (1957) bei verschiedenen Raupen sahen, habe ich nur bei *Phasis thero* gefunden. Die massive Schicht wäre also nach Wigglesworth (1948) als eine primäre Endocuticula anzusprechen, bei der eine Differenzierung der äußeren Teile zu einer Exocuticula unterblieben ist. Nach Takahashi (1959) kommt das auch bei anderen Raupen vor. Vor der Häutung wird gleichwohl nicht die gesamte blau gefärbte Schicht abgebaut, sondern es bleibt eine Lage von geringer Dicke an der Basis der Epicuticula erhalten und wird mit ihr abgestreift.

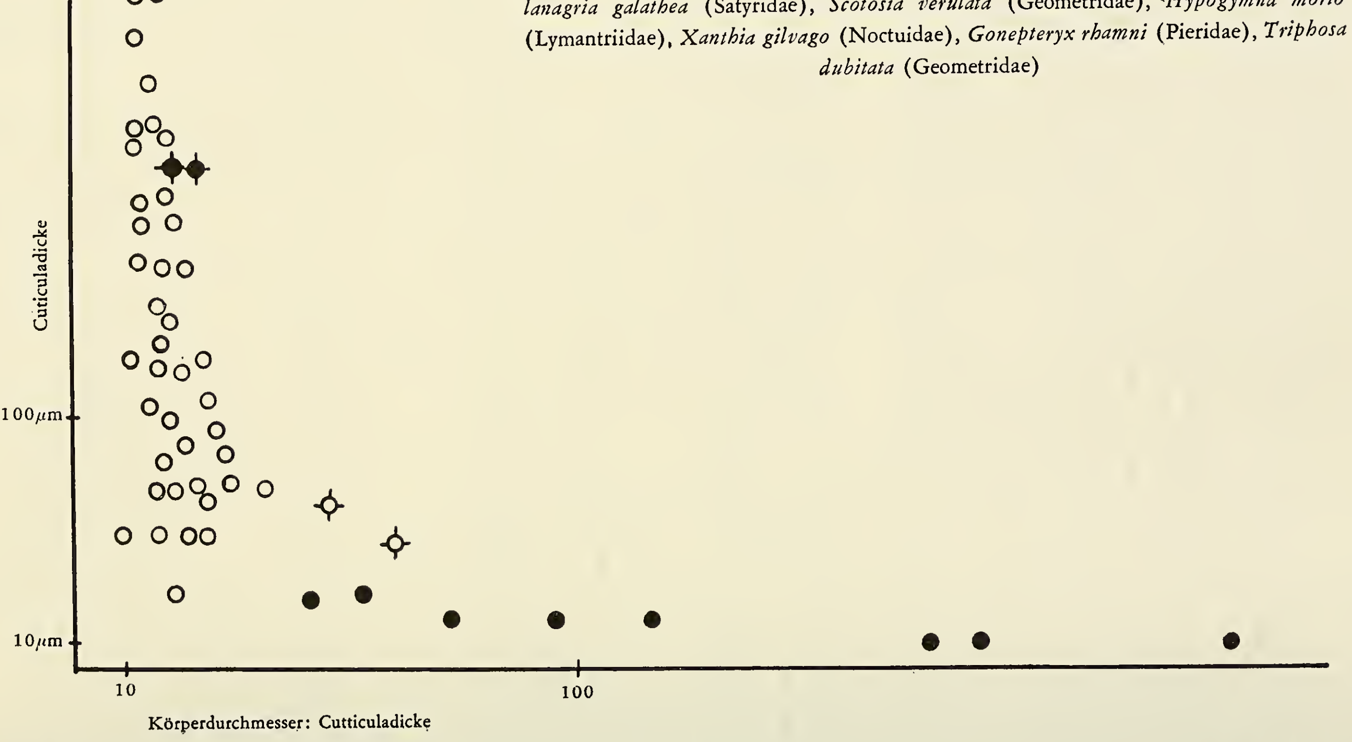


Abb 5. Vergleich von Cuticuladicken verschiedener Raupen im Verhältnis zu ihrer Größe. ○ . . . Lycaenidae ⌖ . . . *Nemeobius lucina* ✦ . . . *Zygaena filipendulae* ● . . . andere Raupen. Von links nach rechts: *Adopaea lineola* (Hesperiidae), *Melanagria galathea* (Satyridae), *Scotosia verulata* (Geometridae), *Hypogymna morio* (Lymantriidae), *Xanthia gilvago* (Noctuidae), *Gonepteryx rhamni* (Pieridae), *Triphosa dubitata* (Geometridae)

Dies bezog sich auf das Integument der Thorakal- und Abdominalsegmente. Die Kopfkapsel der Lycaenidenraupen unterscheidet sich nicht wesentlich von der anderer Raupen. Sie hat eine dünne, harte, spröde Cuticula, in der eine normale, sklerotisierte Exocuticula vorhanden ist. Sie wurde hier nicht näher untersucht. Sklerotisierte Teile finden sich ferner an den Thorakalbeinen, in Form der Häkchen an den Abdominalbeinen und in Form der Haare (Macrotrichia) und Porenkuppeln verstreut auf der ganzen Oberfläche. Alle diese Teile färben sich mit AZAN rot, mit PAF-Gemisch orange bis gelb. Da sie stellenweise recht dicke Wände haben und spröde sind, ist an ihrem Aufbau hauptsächlich eine Exocuticula beteiligt. Kopfkapsel, Thorakalbeine, Abdominalhäkchen, Macrotrichia und Porenkuppeln können je nach Art braun bis schwarz pigmentiert sein. Auch das spricht für eine Exocuticula. Eine Pigmentierung der dicken Endocuticula an Thorax und Abdomen habe ich nirgends bemerkt. Die Färbung der Raupen, die meist grün oder braun sind, wird vom Leibesinhalt verursacht.

2.23 Die Haare (Macrotrichia).

Bou und Bildung der Insektenhaare sind gut bekannt (u.a. Henke, 1953, Kruminš 1952, Weber, 1933). Die der Lycaeniden stimmen grundsätzlich mit den von Kruminš (1952) geschilderten Verhältnissen bei *Galleria mellonella* überein. Diese Art hat nur Primärhaare; bei den *Lycaeniden* sind im Erstlarvenstadium nur Primärhaare vorhanden, zu denen bei den folgenden Häutungen Sekundärhaare in großer Zahl kommen. Primärhaare und Sekundärhaare unterscheiden sich im Bau nicht voneinander. Äußere Form und Größe der Haare der Lycaenidenraupen sind außerordentlich variabel und manchmal gruppenspezifisch. Gemeinsam ist ihnen, daß sie auf einem Sockel in charakteristischer Form eingelenkt sind, die man auch bei anderen Raupen findet. Der Sockel entspricht vermutlich dem stark erhöhten „Basalring" verschiedener Autoren. Als einzige Ausnahme fand ich in der Halsregion des 1. Thorakalsegmentes von *Mitoura nelsoni* und *M. gryneus* kegelförmige Haare ohne Sockel, deren Wand kontinuierlich in die Cuticula der Umgebung übergeht.

2.24 Die Porenkuppel-Organe.

Die Haargebilde, die ich als Porenkuppel-Organe bezeichne, sind für Lycaenidenraupen charakteristisch. Unter allen untersuchten Arten fehlen sie nur bei *Nemeobius lucina,* der einzigen Art unter den einheimischen, die keine Vergesellschaftung mit Ameisen eingeht. Sie sind von zentraler Bedeutung für die ökologischen Beziehungen der Lycaenidenraupen zu Ameisen.

Die Literatur darüber ist spärlich. Thomann (1901) hat sie zwar gesehen, aber für Artefakte gehalten. Fiori (1957) bildet einen Längsschnitt durch ein Porenkuppel-Organ ab, geht aber im Text nicht darauf ein. Er deutet dieses Organ als „sensillo cupoliforme" und zeichnet basal eine große Nervenzelle ein, wie ich sie an meinen Präparaten nirgends gesehen habe, auch nicht am Fiorischen Objekt *Strymonidia ilicis.* Auch sonst hält sich diese Zeichnung nicht ganz an die Tatsachen.

Lawrence und Downey (1966) bezeichnen die Porenkuppel-Organe als „lenticles" und geben Daten über ihre Lage bei *Everes comyntas, Plebejus icarioides, P. melissa* und *Strymon melinus.* Ebenso finden sich bei Tutt (1905—1909) und in den Arbeiten von Chapman Angaben über die „lenticles" bei verschiedenen Arten. Allerdings sind die „lenticles" nicht immer identisch mit den Porenkuppel-Organen. Bei vielen Lycaenidenraupen kommen nämlich auch Haare vor, deren Schaft sehr kurz oder ganz abgeflacht ist.

Solche Gebilde bezeichne ich als *Linsenhaare.* Zum Unterschied vonden Porenkuppel-Organen hat ihre Abschlußplatte keine Poren. Die Unterscheidung ist in einigen Fällen schwierig: bei *Phasis thero, Poecilmitis thysbe, Feniseca tarquinius* und *Apodemia mormo* sind die Poren der Porenkuppeln im Lichtmikroskop schlecht zu sehen. Zumindest bei den beiden Erstgenannten besteht aber kein Zweifel, daß es sich um Porenkuppeln und nicht um Linsenhaare handelt, weil die Ameisen sich ihnen gegenüber in typischer Weise verhalten. Die entsprechenden Gebilde von *Nemeobius lucina* hingegen sind Linsenhaare.

Bei anderen Autoren findet man höchstens vage Erwähnungen, die nicht der Wiedergabe wert sind.

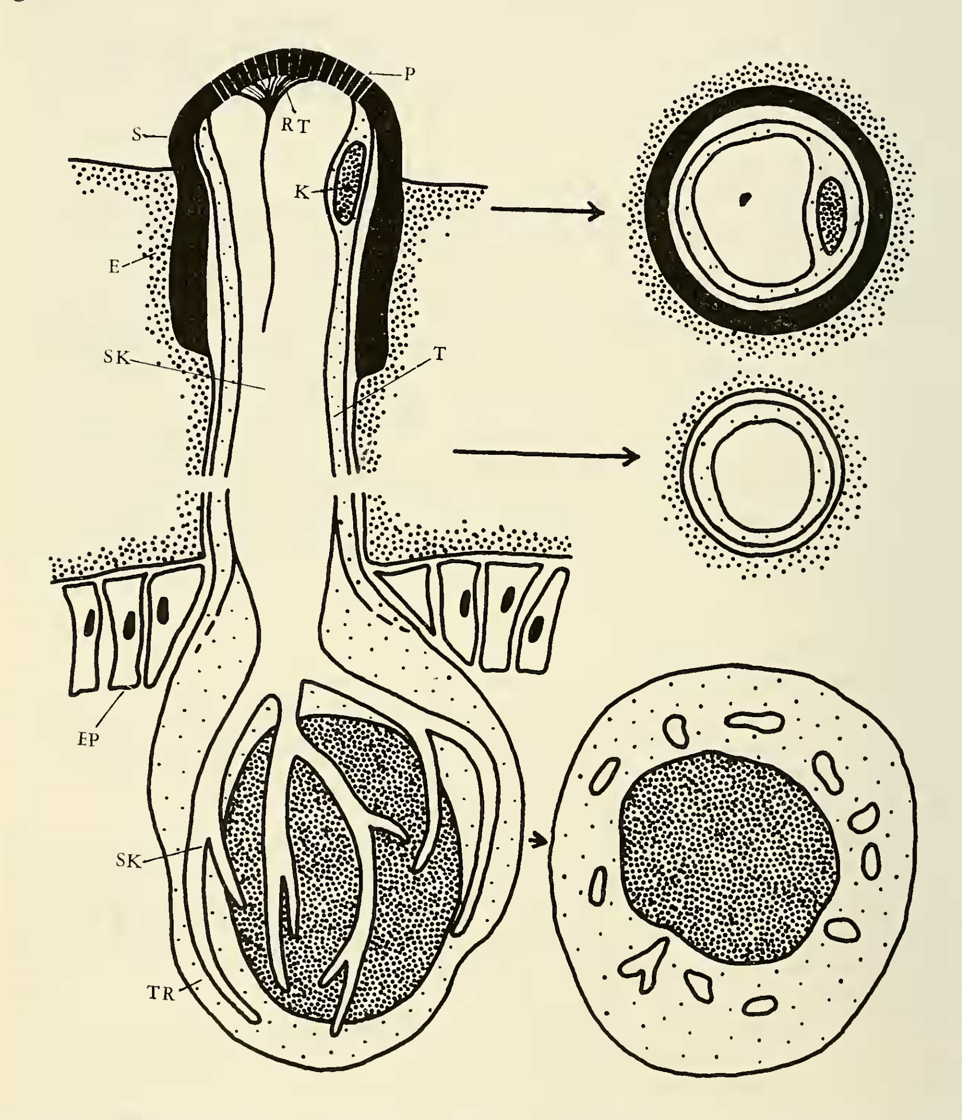


Abb. 6. Porenkuppel-Organ, schematisch in Längs- und Querschnitten. P = Porenplatte, K = Kern, RT = Rest der Trichogenzelle, S = Sockel, E = Endocuticula, SK = Sekretkanal, T = Tormogenzelle, EP = Epidermis, TR = Trichogenzelle.

Die Porenkuppel-Organe erinnern in der Tat an gewisse Sinneskörper. Als Haarabkömmlinge sind sie ihnen auch homolog.

Die Spezifität der Porenkuppel-Organe für die Raupen der Familie Lycaenidae schließt nicht aus, daß auch bei anderen Objekten ähnliche Gebilde gefunden werden können. So trägt beispielsweise die erwachsene Raupe von *Adopaea lineola* (Hesperiidae) ventrolateral der Stigmen auf jedem Segment ein Paar ähnlicher Organe, über deren Funktion mir nichts bekannt ist. Bei anderen verglichenen Raupen habe ich nichts Derartiges gefunden.

Daß die Porenkuppel-Organe bei den Lycaenidenraupen Drüsenorgane sind, zeigt die stark vergrößerte Trichogenzelle, die bei vielen Arten von Gängen durchzogen ist (Abb. 6, 7). Selbst bei Arten, wo sie keine solchen Gänge enthält, ist sie größer als die entsprechenden Zellen der normalen Haare.

Äußerlich besteht die Porenkuppel im häufigsten Fall aus einem kegelstumpfförmigen Sockel, der distal von einer leicht nach außen gewölbten, porösen Platte verschlossen wird. Die Kuppeln messen meist etwa 20 bis 30 μm im Durchmesser und sind etwa ebenso hoch. Ihre Form kann jedoch variieren (Abb. 8). Bei vielen Plebejinae und anderen sind sternförmige seitliche Fortsätze vorhanden. Bei *Maculinea teleius* tragen sie om oberen Rand einen kragenartigen Fortsatz. Die nach außen birnförmig erweiterte Gestalt scheint für *Lycaenopsis argiolus* charakteristisch zu sein, jene mit besonders stark aufgewölbter Porenplatte für *Callophrys*. An ein und demselben Individuum können aber verschieden gestaltete und verschieden große Porenkuppeln auftreten. Auch ist die Mannigfaltigkeit

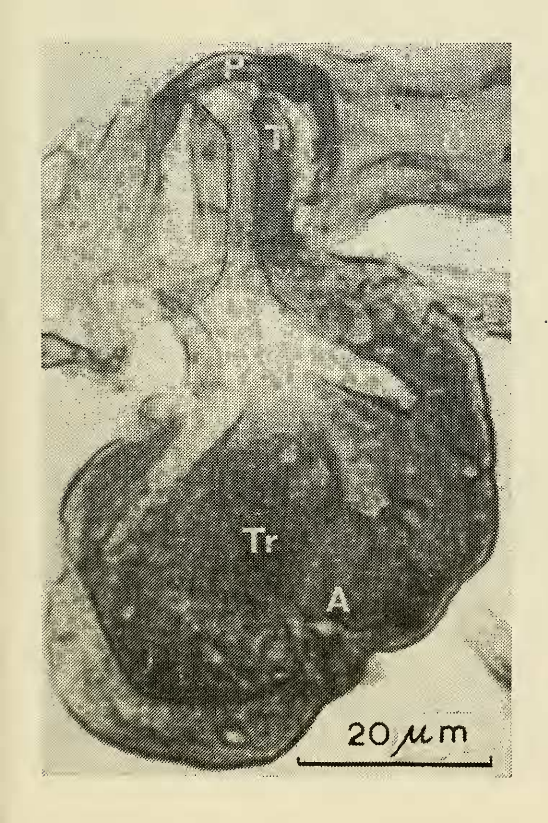


Abb. 7. Längsschnitt durch ein Porenkuppel-Organ mit basaler Trichogenzelle, die von Sekretkanälchen durchzogen ist. *Maculinea alcon*. P = Porenplatte; T = Tormogenzelle; C = Cuticula; E = Epidermis; Tr = Trichogenzelle; A = Anschnitte von Sekretkanälen

der Bildungen mit den abgebildeten nicht erschöpft, konnten doch nur etwa 60 der 7000 Arten der Familie untersucht werden.

Die im Lichtmikroskop sichtbaren Einzelheiten zeigt Abb. 6. Die Porenplatte hat eine Stärke von ungefähr 2 μm; die einzelnen Poren sind etwa 1 μm voneinander entfernt. Die Porenplatte ist, wie man an beim Schneiden zerbrochenen Stücken sehen kann, mit dem Sockel fest verbunden. Die Art der Verbindung ist aber im Lichtmikroskop nicht mehr auflösbar.

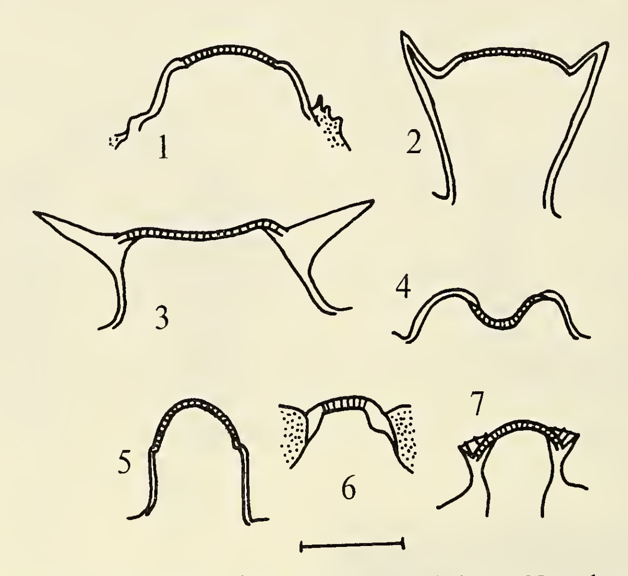


Abb. 8. Verscheidene Typen von Porenkuppeln im Längsschnitt. 1, Normaler, häufigster Typ. 2, Erhabene Porenkuppel mit schlanken Hals und sternförmigen Fortsätzen *(Lycaenopsis argiolus)*. 3, Mit sternförmigen Fortsätzen und leicht eingedellter Platte *(Polyommatus thersites)*. 4, Mit stark eingedellter Platte *(P. bellargus)*. 5, Mit hoch aufgewölbter Platte *(Callophrys rubi)*. 6, In die Endocuticula eingesenkt (*Maculinea alcon*; ähnlich sehen auch die Porenkuppeln der Puppen aller untersuchten Arten aus). 7, Mit manschetten-artigem Rand *(Maculinea teleius)*.

Die Bildung der Porenkuppel-Organe geht ganz wie bei den Haaren vor sich. In einem frühen Stadium der Cuticulabildung treibt die Trichogenzelle einen Fortsatz, der jedoch nur mäßige Länge erreicht, sich distal abflacht und dort die Porenplatte bildet (Abb. 9). Die Tormogenzelle, die die gleiche Lage hat wie bei den Haaren, bildet ebenfalls einen Ring um den Fortsatz der Trichogenzelle. Es ist nicht zu erkennen, ob dieser Ring an der Bildung des sklerotisierten Teiles der Porenkuppel beteiligt ist. Möglicherweise bildet er, ähnlich wie bei den Haaren, ein ringförmiges Verbindungssklerit rund um die Porenplatte. Der Sockel wird von mehreren Mantelzellen der Epidermis gebildet. Ihre Zahl entspricht ungefähr der bei den Haaren, also etwa 4 bis 6, ist aber sogar am selben Individuum nicht konstant.

In den Bildungsstadien sind die beteiligten Zellen unmittelbar unter der Porenplatte so dicht zusammengeschlossen, daß man ihre Grenzen dort nicht sieht. Basalwärts treten sie auseinander. Die Antärbung mit PAF-Gemisch ist so wie bei den Haarbildungszellen: terminal grün, basal orange. Weiter basal liegen Tormogenzelle und Trichogenzelle eng nebeneinander, die Grenze dazwischen ist aber gut sichtbar. Die Trichogenzelle reicht weiter gegen die Liebeshöhle als die Tormogenzelle.

An späteren Stadien ist, wie bei den Haaren, ein hohler Plasmaschlauch zu sehen, der zylindermantelförmig den durch die Endocuticula laufenden Kanal auskleidet und bis zur nunmehr zurückgezogenen, in der Höhe der Epidermis liegenden Trichogenzelle reicht. Da in diesem Schlauch in der Höhe der äußeren Kuppel oder nur wenig von ihr gegen die Epidermis zu verschoben ein Zellkern liegt, ist anzunehmen, daß es sich dabei wie bei den Haaren um die Tormogenzelle handelt. Durch ihre Höhlung reicht, ebenfalls wie bei den Haaren, ein violettblauer Faden als Rest der Trichogenzelle, der sich unmittelbar vor der Porenplatte verbreitert und ihr innen anliegt. Am basalen Ende des Schlauches liegt die große Trichogenzelle. Die Grenze zwischen diesen beiden Zellen ist nur undeutlich zu erkennen. Sie liegen sehr dicht aufeinander. Die Trichogenzelle der Porenkuppel-Organe ist in der Regel größer als die der Haare und häufig von Gängen durchzogen, die sich in der Richtung auf die Leibeshöhle zu immer stärker verzweigen. Gegen die Porenplatte zu vereinigen sie sich zu einem dicken Gang, der in den Hohlraum des Schlauches der Tormogenzelle mündet. Diese Gänge in der Trichogenzelle sind an-

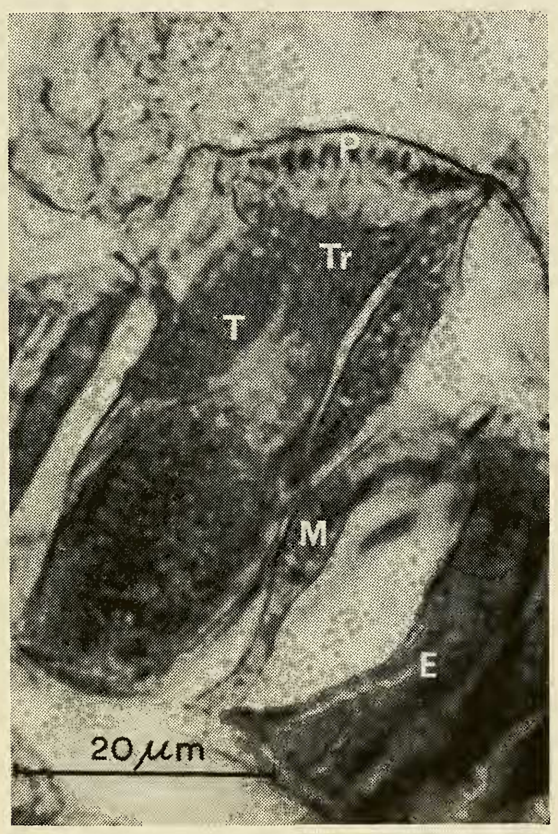


Abb. 9. Porenkuppel im Bildungsstadium. Die Trichogenzelle liegt in diesem Stadium der Porenplatte an, unter der streifige Strukturen erkennbar sind. Außen an der Trichogenzelle liegen Mantelzellen und die Tormogenzelle. *Strymonidia spini.* P = Porenplatte; Tr = Trichogenzelle; T = Tormogenzelle; M = Mantelzelle; E = Epidermiszellen

scheinend nicht von einer Cuticula ausgekleidet, was angesichts der vorhandenen Porenplatte nicht verwundert. Wigglesworth (1959) sagt, daß die Epicuticula allgemein die Hohlräume von Hautdrüsen auskleidet. Doch auch Barth (1954) fand bei sezernierenden Zellen von Giftdrüsen einer Megalopygide die den hier besprochenen Lycaenidenzellen sehr ähneln, keine cuticuläre Auskleidung der Hohlräume und ließ die Frage offen. — Der Durchmesser der feinen Gänge beträgt etwa 1 bis 2 μm, die der dicken Ausführungsgänge bis zu 5 μm. Trichogenzellen mit Gangsystem habe ich bei *Maculinea alcon, M. teleius, Scolitantides orion, Cupido minimus, Plebejus argus,* mehreren *Polyommatus*-Arten und *Strymonidia acaciae* gesehen. Indes ist auch bei den anderen Arten die Zelle sehr groß und hat einen großen Kern. Durchschnittlich messen solche Zellen, die kein Gangsystem aufweisen, ungefär 25 μm an ihrer dicksten Stelle. Bei den größten Zellen mit Gangsystem habe ich bis zu 60 μm Durchmesser festgestellt.

Die Funktion der einzelnen Teile des Organs kann so verstanden werden: Die Trichogenzelle produziert die poröse Platte, die offenbar flüssigen, verdunstenden Stoffen den Durchtritt ermöglicht. Später zieht die Trichogenzelle ihren Ausläufer, dessen distaler Teil abreißt, zurück und geht zur Produktion von Spurenreizstoffen über. Ein solcher Funktionswechsel ist nach Barth (1954) auch von anderen Drüsenzellen bekannt. Die Tormogenzelle, die anfangs möglicherweise am Aufbau der Porenkuppel beteiligt ist, formt später einen Zylindermantel, der von der Porenplatte bis zur Spurenreizstoff absondernden Trichogenzelle reicht und offenbar einen Kanal für den Sekretdurchtritt darstellt. Sie hat zwar einen relativ großen Kern, doch ist nicht ohne weiteres anzunehmen, daß auch sie Spurenreizstoffe produziert, da die Größe des Kerns schon auf Grund der allgemeinen Kern-Plasma-Relation verständlich ist. Wenn eine neuerliche Häutung bevorsteht und die Epidermis sich von der alten Cuticula ablöst, reißt die schlauchförmige Tormogen-

Tabellen 2/a-d. Verteilung der Porenkuppeln über die Oberfläche der Raupen.

1. Variationsbreite innerhalb der Art: In Tabelle 2a sind die Originalzählungen von zwei erwachsenen Raupen von *Polyommatus coridon* wiedergegeben. Die senkrechten Spalten bedeuten, in Anlehnung an Abb. 10, von links nach rechts: links ventral, links lateral, dorsal, rechts lateral, rechts ventral. Die waagrechten Reihen bedeuten die Segmente, von vorne gezählt. Am Nachschiebersegment kann lateral und dorsal nicht unterschieden werden, weshalb für diese drei Spalten nur ein Wert steht. Gleichzeitig kann aus dieser Darstellung entnommen werden, in welchem Grade die Zahlen links und rechts am selben Individuum variieren. Bei allen anderen untersuchten Arten liegen die individuellen und spezifischen Variationsbreiten in derselben relativen Größenordnung.

Tabelle 2a. Verteilung der Porenkuppeln über die Oberfläche der Raupen. Erwachsene Raupen von *Polyommatus coridon:* Variationsbreite.

37	40	30	43	33	30	27	30	28	36
31	47	27	40	43	29	58	21	38	28
25	83	22	84	29	37	69	15	81	34
28	157	17	141	27	20	91	15	92	26
33	120	14	105	35	26	91	19	98	23
50	93	10	98	42	38	74	16	74	40
38	87	17	110	45	33	80	20	90	42
40	82	15	90	40	38	83	15	83	32
41	70	13	67	40	39	72	16	61	38
25	34	82	36	27	22	41	79	40	26
25	32	65	21	15	17	29	45	23	15
21		45		28	30		47		27

2. Zunahme der Zahl der Porenkuppeln im Verlauf der Entwicklung. Die Tabellen 2b und 2c bringen Originalzahlen von Raupen verschiedener Entwicklungsstadien von *Maculinea alcon* und *Polyommatus icarus.* Da das jeweilige Häutungsstadium nicht mit Sicherheit festgelegt werden konnte, sind die Kopfkapselbreiten genannt, die eine allfällige spätere Festlegung gestatten. Die senkrechten Reihen bedeuten bei *icarus* dasselbe wie in Tabelle 2a; bei *alcon* sind keine Dorsalwülste ausgebildet, weshalb die mittlere Spalte wegfällt und die lateralen Werte von der dorsalen Mittellinie bis zur Seitenkante gezählt werden.

Tabelle 2b. Verteilung der Porenkuppeln. Verschieden alte Raupen von *Polyommatus icarus.*

Kopfkapselbreite 0,2 mm					Kopfkapselbreite 0,3 mm					Kopfkapselbreite 0,5 mm					Kopfkapselbreite 0,9 mm (erwachsen)				
—	1	—	1	—	—	4	5	4	—	—	3	6	2	1	7	11	10	10	7
—	1	—	1	—	—	1	2	1	—	1	4	2	6	1	9	19	13	12	6
—	1	—	1	—	—	4	1	4	—	2	9	2	9	1	6	33	8	31	8
—	1	—	1	—	—	3	1	3	1	—	10	2	7	2	3	43	8	43	7
—	1	—	1	—	—	3	—	3	1	1	8	—	8	2	4	33	6	35	5
—	1	—	1	—	1	3	—	3	1	1	8	2	9	2	10	29	5	28	5
—	1	—	1	—	1	3	1	3	1	—	8	2	11	3	12	37	6	34	10
—	1	—	1	—	1	3	—	3	1	1	10	2	9	2	10	31	2	33	7
—	1	—	1	—	—	2	1	3	1	1	11	1	8	3	10	20	7	19	4
—	1	—	1	—	2	1	9	1	1	2	4	18	4	3	8	16	47	16	7
—	1	—	1	—	1	1	1	1	2	2	3	5	2	1	8	17	28	10	6
—		2		—	1		2		—	3		9		2	10		31		5

Tabelle 2C. Verteilung der Porenkuppeln. Verschieden alte Raupen von *Maculinea alcon.*

Kopfkapselbreite 0,15 mm (frischgeschlüpft)				Kopfkapselbreite 0,25 mm				Kopfkapselbreite 0,4 mm				Kopfkapselbreite 0,5 mm (letztes Stadium)			
—	1	1	—	—	2	2	—	2	7	4	3	6	68	62	4
—	1	1	—	—	2	3	—	2	10	8	1	14	59	56	18
—	1	1	—	—	2	3	—	2	13	12	1	20	52	58	19
—	1	1	—	—	3	3	—	—	28	24	1	15	54	52	12
—	1	1	—	—	2	2	—	3	14	18	1	24	56	52	20
—	1	1	—	—	2	2	—	2	11	17	1	20	48	51	20
—	1	1	—	—	3	2	—	2	10	13	2	27	53	46	31
—	1	1	—	—	3	2	—	3	18	18	2	29	45	50	20
—	1	1	—	—	3	3	—	3	20	19	3	21	50	49	17
—	1	1	—	—	3	2	—	2	29	31	1	10	51	52	17
—	1	1	—	—	2	2	—	—	9	10	1	7	36	41	5
—	2		—	—	3		—	1	18		3	9	65		13

Tabelle 2d. Verteilung der Porenkuppeln über die Oberfläche der Raupen.

Arten	Segmente											
	1	2	3	1	2	3	4	5	6	7	8	N
A. Maxima dorsal an Thorax 1 und Abdomen 7:												
Plebejus argus (+ *Scolitantides orion,*												
Lycaenopsis argiolus, Plebejus idas,	3	1	+	+	+	+	+	+	+	5	4	2
P. argyrognomon, Polyommatus icarus,	2	3	2	5	3	3	3	3	3	1	1	
P. icarius, P. thersites, P. argester,	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1
Aricia agestis)												
Polyommatus coridon (+ *P. bellargus,*	3	3	2	2	1	1	2	2	1	8	7	5
P. daphnis, P. damon)	4	4	8	14	10	10	11	9	7	4	2	
	3	4	3	3	4	4	5	4	4	3	2	3
Cupido mimimus (+ *C. sebrus,*	1	+	1	+	+	1	1	1	1	3	1	2
Everes argiades)	+	1	2	2	2	2	2	2	3	2	1	
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1
Glaucopsyche alexis	7	2	2	3	2	3	3	1	2	4	2	1
	1	2	3	4	5	6	8	6	5	2	2	
	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+
Iolana iolas	2	1	1	+	1	1	1	2	1	3	4	1
	1	1	2	3	2	1	2	2	3	1	+	
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cosmolyce boeticus	6	1	+	1	+	+	+	+	+	3	3	6
	2	+	+	2	2	2	2	2	2	1	1	
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tomares ballus (+ *T. mauretanicus,*	7	1	3	2	2	2	1	2	1	13	4	1
T. callimachus)	6	4	4	8	5	5	5	4	4	2	2	
	+	2	1	2	2	3	2	2	1	1	1	+
Strymonidia spini (+ *S. ilicis, S. acaciae,*	2	+	+	+	1	1	1	+	+	4	1	2
S.w-album, Callophrys rubi, C. avis,	1	1	1	2	3	3	4	3	2	2	1	
Mitoura gryneus)	1	+	+	1	1	2	1	1	1	1	1	1
Außerdem: *Thecla palegon, Phasis thero, Poecilmitis thysbe.*												
B. *Maxima lateral:*												
	3	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Quercusia quercus	2	1	1	2	2	2	2	2	2	5	2	
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Thecla betulae	8	1	+	+	+	+	+	1	1	+	+	4
	1	2	2	4	3	3	2	4	4	7	4	
	+	+	+	1	1	+	1	1	1	+	+	1
Fixsenia pruni	1	1	+	+	+	1	1	1	1	2	1	2
	1	2	2	3	3	4	3	3	3	2	1	
	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	1

Arten	Segmente											
	1	2	3	1	2	3	4	5	6	7	8	N
Lycaena dispar (+ *L. tityrus, L. phlaeas, L. alciphron, L. hippothoe*)	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	2
	3	3	3	3	4	3	3	4	3	4	3	
	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+
Außerdem: *Feniseca tarquinius, Apodemia mormo*												
C. Gleichmäßige Verteilung:												
Maculinea alcon (+ *M. teleius, M. nausithous*)	dorsal nicht gesondert gezählt											
	6	6	6	5	5	5	5	5	5	5	4	3
	+	2	2	1	2	2	3	2	2	2	1	1

zelle ab. Der terminale Teil bleibt im Kanal und wird mit der alten Cuticula abgestreift.

Mit fortschreitender Größe der Raupe nimmt nicht nur die Zahl der Porenkuppel-Organe zu, sondern sie werden auch bei jeder Häutung durchschnittlich größer ausgebildet. Sie halten sich jedoch dabei im Rahmen der eingangs mitgeteilten Dimensionen. Die Erstraupen tragen auf jedem Segment ein Paar davon (Tabellen 2b, c), eventuell nach Lawrence und Downey (1966) auch mehrere. Nach jeder Häutung nimmt ihre Zahl zu, und die Höchstzahl wird bei der letzten Häutung erreicht (Tabellen 2b, c). In den späteren Raupenstadien ist die Verteilung der Porenkuppeln über die Oberfläche der Raupe artcharakteristisch. Aus der Tabelle 2d läßt sich entnehmen, daß die untersuchten Plebejinae eine Anreicherung von Porenkuppeln dorsal am 10. Segment haben — eben dort, wo die Mündung der Newcomerschen Drüse liegt. Eine ebensolche Anreicherung gibt es auch bei den untersuchten Everinae, Glaucopsychinae (mit Ausnahme von *Maculinea*), einigen Theclinae und den zwei untersuchten Aphnaeinae. Einen anderen Verteilungstyp weisen *Thecla betulae* und *Quercusia quercus* auf: hier finden sich Anreicherungen von Porenkuppeln in unmittelbarer Umgebung der Stigmen, besonders an denen

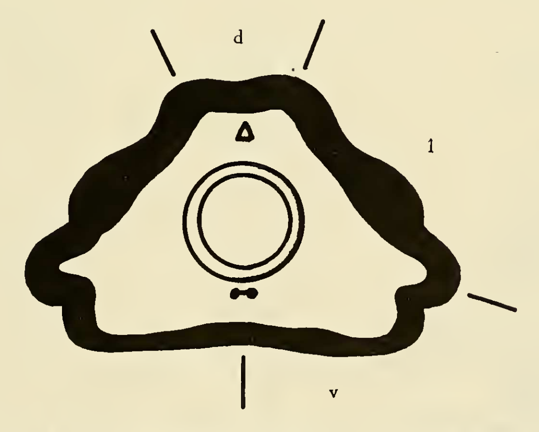


Abb. 10. Schematischer Querschnitt durch eine Lycaenidenraupe zur Erklärung der Verteilung der Porenkuppeln in Tabelle 2: d = dorsal, l = lateral, v = ventral

3. Nach Berücksichtigung der spezifischen und individuellen Variationsbreite wird in Tabelle 2d ein Vergleich verschiedener Arten geboten. Zur Verbesserung der Übersichtlichkeit ist von einer Gruppe ähnlicher Arten nur jeweils eine angeführt; die anderen ausgezählten sind in Klammer zugefügt. Außerdem werden die Originalzahlen auf den nächsten Zehner auf- oder abgerundet und es ist je eine Null weggelassen. Ein + steht für Zahlen unter 5. Die drei übereinander stehenden Zahlen bedeuten von oben nach unten: dorsal, lateral (nur eine Seite angegeben) und ventral (nur eine Seite angegeben) in Übereinstimmung mit Abbildung 10.

Tabelle 3. Übersicht über die Präsenz der „myrmekophilen" Organe bei Lycaenidenraupen und -puppen.

Arten	Porenkuppeln der Raupe	Porenkuppeln der Puppe	Tentakel der Raupe	Newcomersche Drüse der Raupe
Spalginae				
Feniseca tarquinius F.	B	+	o	o
Theclinae				
Thecla betulae L.	B	+	o	o
Quercusia quercus L.	B	+	o	o
Laeosopis roboris Esp.		+s		
„Thecla" palegon Stoll	As	+s	o? s	+s
Strymonidia ilicis Esp.	A	+	o	+
S. spini Den. et Schiff.	A	+	o	+
S. w-album Knoch	A	+	o	+
S. acaciae F.	A	+	o	R?
Fixsenia pruni L.	B	+	o	R?
Strymon melinus Hb.	+		o	R?
S. acis Drury		+s		
Callophrys rubi L.	A	+	o	+
C. avis Chapm.	As	+s	os	+s
C. (Incisalia) henrici Grote & Rob.	+		o	+
C. (Mitoura) gryneus Hb.	A		o	+
C. (M.) nelsoni Bdv.	+		o	+
Calycopis beon Cram.	+		o	o
Deudorix spp., *Amblypodia* spp., *Arhopala* spp.			+1	+1
Tomares ballus F.	As	+18	+s8	+s8
T. callimachus Ev.	As		+s	+s
T. mauretanicus Lucas	As		+s	+s
Aphnaeinae				
Phasis thero L.	A	+	+	o
Poecilmitis thysbe L.	A		+	+ ?
Lampidinae				
Cosmolyce boeticus L.	As		+s 2—7	+s2—7
Syntarucus pirithous L. (= *telicanus* Lang)			+2—4	+2—4
Cacyreus spp., *Cupidopsis* spp.			o1	o1
Lycaeninae				
Lycaena (Heodes) virgaureae L.	+	+	o	o
L. (Chrysophanus) tityrus Poda (= *dorilis* Hufn.)	B	+	o	o
L. (C.) alciphron Rott.	B	+s	o	o
L. (Helleia) helle Den. et Schiff. (= *amphidamas* Esp.)	+	+	o	o
L. phlaeas L.	B	+	o	o
L. thoe Guér.	+		o	o
L. (Disparia) dispar Haw.	B	+	o	o

Arten	Porenkuppeln der Raupe	Porenkuppeln der Puppe	Tentakel der Raupe	Newcomersche Drüse der Raupe
L. (*Thersamonia*) *thersamon* Esp.		+s		
L. (*Palaeochrysophanus*) *hippothoe* L.	B		o	o
Lycaenopsinae				
Lycaenopsis (*Celastrina*) *argiolus* L.	A		+	+
Glaucopsychinae				
Scolitantides orion Pall.	A		+	+
Philotes (*Pseudophilotes*) *vicrama* Moore	+		+	+
P. (*P.*) *baton* Bgstr.			+2, 3	+2, 3
Iolana iolas O.	A	+	o	+
Glaucopsyche alexis Poda (= *cyllarus* Rott.)	A		+	+
G. melanops Bdv.			+3	+3
Maculinea arion L.	+		o	+
M. alcon Den. et Schiff.	C	+	o	+
M. teleius Bgstr. (= *euphemus* Hb.)	C	+	o	+
M. nausithous Bgstr. (= *arcas* Rott.)	C		o	+
Zizeeriinae				
Zizina labradus Godt.	+		+	+
Everinae				
Everes argiades Pall.	A	+	+	+
E. alcetas Hffg.			+2	+2
E. comyntas Godt.	+		+	+
Cupido minimus Fuessly	A	+	o	+
C. sebrus Hb.	As		+s, 2, 3, 10	+s, 2, 3, 10
Plebejinae				
Plebejus argus L. (= *aegon* Den. et Schiff.)	A	+	+	+
P. (*Plebejides*) *pylaon* F. W.			+11, 15	+15
P. (*Lycaeides*) *idas* L. (= *argus* Den. et Schiff., = *argyrognomon* auct. nec Bgstr.)	A		+	+
P. (*L.*) *argyrognomon* Bgstr. (= *ismenias* Meigen)	A		+	+
P. (*Icaricia*) *icarioides* Bdv.	+		+	+
Aricia agestis Den. et Schiff. (= *astrarche* Bgstr. = *alexis* Rott.)	A	+	+	+
A. artaxerxes F. (= *allous* Geyer, = *inhonora* Jach.)	+		+	+
A. (*Pseudaricia*) *nicias* Meigen (= *donzeli* Bdv.)	+		+	+
A. (*Eumedonia*) *chiron* Rott. (= *eumedon* Esp.)	+		+	+
Freyeria trochylus Freyer			+9	+9
Agriades glandon Prun. (= *orbitulus* auct. nec Prun.)		+s	o10, 13	o10, 13
A. pyrenaica Bdv.			o16	o16
A. (*Vacciniina*) *optilete* Knoch			o3	o3
Albulina orbitulus Prun. (= *pheretes* Hb.)			+14	+14
Cyaniris semiargus Rott.	+	+s	+	+
Polyommatus icarus Rott.	A	+	+	+

	Porenkuppeln der Raupe	der Puppe	Tentakel der Raupe	Newcomersche Drüse der Raupe
P. eros O. (= *tithonus* Hb.)			+12	+10, 12
P. (*Lysandra*) *icarius* Esp.				
(= *amandus* Schn.)	A		+	+
P. (*L.*) *escheri* Hb.			+3, 10, 17	+3, 10, 17
P. (*L.*) *thersites* Cant.	A	+	+	+
P. (*L.*) *argester* Bgstr. (= *hylas* Esp.)	A	+	+	+
P. (*L.*) *bellargus* Rott.	A	+	+	+
P. (*L.*) *coridon* Poda	A	+	+	+
P. (*Agrodiaetus*) *damon* Den. et Schiff.	A	+	+	+
P. (*A.*) *admetus* Esp.			+3	+3
P. (*Meleageria*) *daphnis* Den. et Schiff.				
(= *meleager* Esp.)	A	+	+	+
Hamearinae				
Nemeobius lucina L.	o	o	o	o
Ancylurinae				
Apodemia mormo Feldei	B		o	o

Die Tabelle enthält alle Arten, von denen ich Material untersucht habe. Einige Angaben, betreffend Newcomersches Organ und Tentakel, sind schon in der Literatur vorhanden; zur Platzersparnis nenne ich aber nur jene, die ich nicht oder nur an altem Sammlungsmaterial nachprüfen konnte. Mehrere Angaben erwiesen sich als unrichtig: sie sind hier nicht genannt. Wohl aber finden sich diese alle mir bekannten Zitate im Literaturverzeichnis am Schluß der Arbeit. — Außer den von mir untersuchten Arten sind alle weiteren europäischen angegeben, über die etwas bekannt ist, sowie einige außereuropäische zum Vergleich.

+ = vorhanden
R = Reduktionsstadien
o = fehlt
A, B, C = Verteilungstypen der Porenkuppeln bei Raupen (siehe Tabelle 2d)
s = nur getrocknetes Sammlungsmaterial untersucht, dessen Determination nicht absolut sicher war

1 = Hinton (1951)
2 = Rehfous (1954)
3 = Viehmeyer (1907)
4 = Clark und Dickson (1956)
5 = Guenée (1867)
6 = Powell (1911a)
7 = Jackson (1937)
8 = Chapman (1904)
9 = Zerny (1910)
10 = Chrétien (1915)
11 = Bartel (1914)
12 = Chapman (1915)
13 = „ (1911)
14 = „ (1912)
15 = „ (1915a)
16 = „ (1915b)
17 = „ (1915c)
18 = Tutt (1906: vol. 8, pl. 15)

der Hinterregion. Eine ziemlich gleichmäßige Verteilung über die Körperflanken, mit kaum merklichem Anstieg in der Hinterregion, zeigen die untersuchten Lycaeninae und *Fixsenia pruni.* Ähnlich verhält es sich bei *Feniseca tarquinius* und *Apodemia mormo. Maculinea alcon* schließlich zeigt im letzten Stadium sehr homogene Verteilung der Porenkuppeln über die ganze Oberfläche. In der Tabelle 2d scheinen für einige *Polyommatus*-Arten sehr hohe Zahlen von Porenkuppeln an den Flanken der vorderen Abdominal-

segmente auf. Hier sitzen vor allem auffallend kleine Porenkuppeln mit relativ kleinen Trichogenzellen.

Die absolute Zahl der Porenkuppel-Organe gibt, wie ein Vergleich mit dem Verhalten der Ameisen (Tabelle 5) kundtut, nicht unbedingt ein Maß für den „Beliebtheitsgrad" der Raupen bei den Ameisen, da erstens noch nicht feststeht, ob bei allen Arten das selbe Sekret abgegeben wird, und zweitens die Zahl der Organe nichts über deren Größe und Sekretionsleistung aussagt. Die Tabelle 2d soll vor allem die Verteilungsmuster zeigen: Vergleiche der Arten untereinander sind nicht so schlüssig.

2.25 Das Newcomersche Drüsenorgan.

Das in der Dorsalregion des 7. Abdominalsegments der Raupen vieler untersuchter Arten liegende Drüsenorgan, das ich mit dem Namen des Erstbeschreibers Newcomer in Verbindung bringen möchte, ist bisher von drei Autoren histologisch untersucht worden: Newcomer (1912) beschrieb seinen Bau beim nearktischen *Phaedrotes piasus,* Ehrhardt (1914) bei *Scolitantides orion* (beide Glaucopsychinae) und Fiori (1957) bei *Strymonidia ilicis* (Theclinae). Eltringham (1940) bildet das vermeintliche Drüsenorgan des afrikanischen *Lachnocnema bibulus* ab. Diese Abbildung ist aber ganz dubios, in einigen Einzelheiten undeutbar und teilweise falsch beschriftet. Das, was der Autor als „Drüse" bezeichnet, könnte ein Bündel Malpighischer Gefäße sein. Auf keinen Fall handelt es sich dabei um eine Newcomersche Drüse. Ross (1964) gibt Zeichnungen des Baues der drüsigen Organe von *Anatole rossi* aus Mexiko. Auf die Histologie der Drüsen geht er nicht ein. Es scheint sich dabei um andere Typen zu handeln.

Ich habe den Bau und die Entwicklung des Drüsenorgans geprüft und bei allen Arten, die es besitzen, gleiche Verhältnisse gefunden. Unterschiede fand ich vor allem in der Größe der beteiligten Zellen. Die untersuchten Arten sind in der Tabelle 3 genannt. Das Organ fehlt bei allen untersuchten *Lycaena*-Arten, bei *Thecla betulae, Quercusia quercus, Calycopis beon, Feniseca tarquinius, Phasis thero, Apodemia mormo* und *Nemeobius lucina.* Nach Literaturangaben (Chapman 1911, 1915, Chrétien 1915, Viehmeyer 1907, Rehfous 1954) soll es auch bei den *Agriades*-Arten fehlen, von denen ich noch kein Material untersuchen konnte. In *Strymonidia acaciae, Fixsenia pruni* und *Strymon melinus* scheinen Typen vorzuliegen, bei denen das Organ in Reduktion begriffen ist. Bei beiden erstgenannten ist der äußere Spalt der Cuticula nicht vorhanden, doch ist er außen durch narbenartige Depressionen angedeutet. In der Körperhöhle liegen aber an der entsprechenden Stelle blasige Organe ohne Ausführungsgang. Mir liegen von diesen beiden Arten nur wenige Raupen in ungünstigen Entwicklungsstadien vor. Die Untersuchung wird an neuem Material fortgesetzt. Ähnliche Verhältnisse scheinen beim nearktischen *Strymon melinus* zu herrschen, so weit das nach einem einzigen Präparat einer erwachsenen Raupe beurteilt werden kann. Ein ähnliches Reduktionsstadium könnte, den Abbildungen Chapmans (1911) zufolge, auch bei *Agriades orbitulus* vorkommen.

Den Bau des Organs in funktioneller Phase zeigt im Schema die Abbildung 11. Dorsal in der Mitte des 7. Abdominalsegments liegt ein Querspalt von artgemäß wechselnder Lateralerstreckung. Er reicht bei erwachsenen Raupen ungefähr 100 μm in die Tiefe und verengt sich dort auf etwa 150 μm (z.B. bei erwachsenen Raupen von *Plebejus argus*), besteht aus einer relativ dünnen (bei erwachsenen Raupen etwa 5—15 μm messenden), mit PAF-Gemisch blau angefärbten Cuticula, der (z.B. bei *P. argus* und *P. icarus*) noch eine etwa 1 μm dicke gelbgefärbte weitere Cuticularschicht (Epicuticula oder außerdem

noch Exocuticula ?) außen aufgelagert sein kann. Bei anderen Arten setzt sich die dünne Epicuticula in unveränderter Stärke von der Außenhaut in die Falte hinein fort. Die Falte wird innen von der ganz normal aussehenden Epidermis ausgekleidet. Am Boden der Falte münden die Drüsenorgane. Deren Mündungen messen bei erwachsenen Raupen etwa 25 bis 30 μm im Durchmesser und sind kragenartig etwa 15 bis 20 μm erhöht. Dieser „Kragen" besteht aus einem etwa 5 μm dicken, gelb angefärbten und etwas sklerotisierten Cuticularing. Im Umriß ist er etwa kreisrund und am Rand unregelmäßig gelappt. Bei manchen Arten scheint er nicht stärker sklerotisiert zu sein und besteht dort aus einer ebenso dicken, aber blau angefärbten Cuticula. Es ist aber nicht klar, ob dies nicht individuelle Unterschiede sind. An den kragenartigen Mündungen kann man auch an der abgestreiften Exuvie erkennen, ob ein Newcomersches Organ vorhanden war oder nicht. Das ist bei der Untersuchung von trockenem Material aus Sammlungen wichtig, bei dem häufig die Cuticula des letzten Raupenstadiums noch an der Puppe haftet.

Die Kragenwände sind der Öffnung zugeneigt und entsenden von ihrem inneren Rand

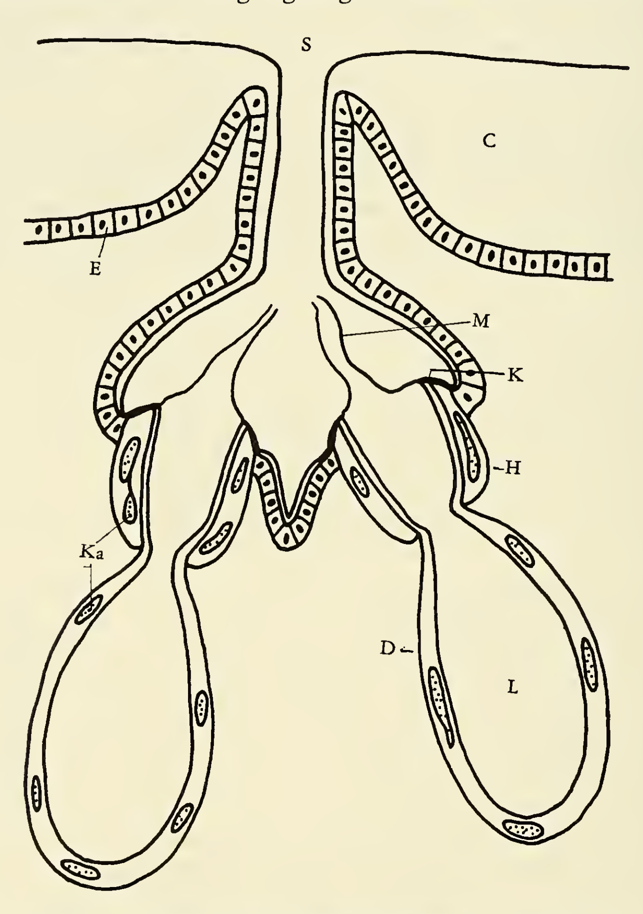


Abb. 11. Das Newcomersche Drüsenorgan einer Lycaenidenraupe, schematisch. Schnitt in der Körperlängsachse. S = Spalt; C = Cuticula; E = Epidermis; M = Membran; K = Kragen; H = Halszelle; Ka = Kernanschnitte; D = Drüsenzelle; L = Lumen

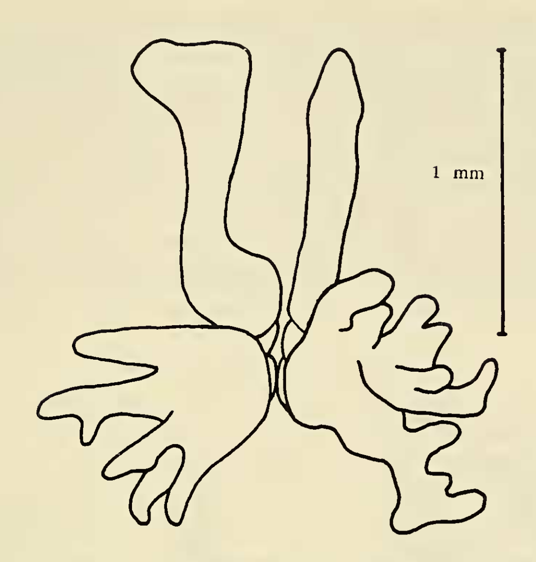


Abb. 12. Ventralansicht der Drüsen- und Halszellen eines Newcomerschen Organs bei einer erwachsenen Raupe van *Plebejus argus*. Das Vorderende der Raupe ist im Bild oben

Tabelle 4. Länge und Breite einiger Drüsenzellen des Newcomerschen Organs in μm

Jüngere Raupenstadien:	Länge	Breite
Scolitantides orion, 2 Tage alt	260	140
„ , 5 mm lang	650	500
„ , 5 mm lang	350	70
Maculinea alcon, 5 mm lang	600	500
M. teleius, 4 mm lang	550	250
Aricia allous, 5 mm lang	170	100
Polyommatus thersites, 6 mm lang	400	70
„ , „	240	80
Erwachsene Raupen:		
Strymonidia spini	300	30
„	260	70
„	420	200
S. ilicis	240	80
„	300	80
Lycaenopsis argiolus	320	160
Everes argiades	360	70
„	400	140
Scolitantides orion	1200	260
Iolana iolas	1300	
Plebejus argus	1200	200
P. icarioides	670	
Polyommatus icarus	720	200
P. icarius	800	220
P. coridon	1000	250
P. argester	520	100
P. damon	860	260
P. daphnis	660	160

eine etwa 0,3 μm dicke, schlaffe, unregelmäßig weghängende cuticuläre Membran, die ungefähr 70 μm weit nach außen in den Faltenraum hineinhängt. An der Mündung beginnen die großen Zellen. Bei Arten, wo diese Zellen relativ klein sind (vgl. Tabelle 4), haben sie flaschenförmige Gestalt. Nach einem Halsteil, der bei erwachsenen Raupen etwa 100 bis 200 μm lang und etwa 80 μm breit ist, mit engem Lumen und etwas dickerer Wand, folgt nach einer oft nur 40 μm engen Einschnürung der weite, sackförmige Teil. Dieser Teil ist bei Arten, die sehr große Blasen haben (z.B. *Scolitantides orion, Plebejus argus*), unregelmäßig lappig zerteilt (Abb. 12), kann große Teile der Leibeshöhle ausfüllen und wird in seiner Ausbreitung nur von Muskelsträngen und Tracheen behindert. Wenn diese Blasen aber, wie bei den meisten untersuchten Arten, kleiner sind, liegen sie

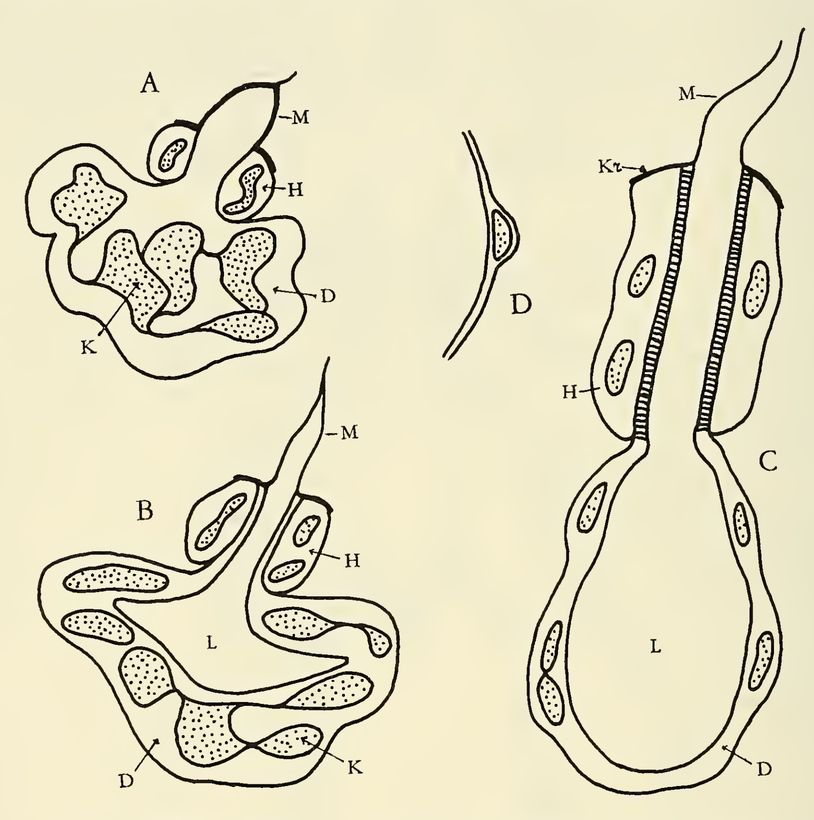


Abb. 13. Entwicklungsstadien von Drüsen- und Halszelle des Newcomerschen Organs. A = Initialstadium; B = Stadium der Lumenbildung; C = Funktionsstadium; D = Degenerationsstadium; M = Membran; H = Halszelle; D = Drüsenzelle; K = Kernanschnitte; L = Lumen; Kr = Kragen

---

Tafel 1, Abb. 14. Teilansicht des verzweigten Kernes der Drüsenzelle bei *Strymonidia ilicis*. Karminessigsäure. Abb. 15. Gesamtansicht des Kernes einer Halszelle bei *Polyommatus coridon*. Karminessigsäure. Abb. 16. Drüsenzellen bei *Polyommatus daphnis*. Es steht eine Häutung bevor. Die rechte Zelle ist eben in Ausbilding und ihr Kern in Verzweigung begriffen. Die linke Zelle ist im Degenerationsstadium. Karminessigsäure. Beachte die trübe Anfärbung der Zelle in der Degeneration und den scharf hervortretenden Kern bei der sich bildenden Zelle. In schräger Beleuchtung abgebildet

symmetrisch der Körperwand an, die vorderen beiden mehr oder weniger parallel nach vorne gestreckt, die hinteren seitlich unter der Epidermis herablaufend. Die Drüsenzellen werden außen von der Basalmembran der Epidermis umhüllt. Die Blasen sind ziemlich dünnwandig und enthalten einen einzigen großen Hohlraum, der durch den Halsteil und den „Kragen" in die Falte der Cuticula mündet. Der Hohlraum ist von Sekret erfüllt, das in die Falte und von da nach außen gelangt. Im Querschnitt der Raupen kann man sehen, daß am Boden der Hautfalle seitlich je ein nach schräg unten verlaufender Transversalmuskel ansetzt.

So weit ist der Bau des Organs im wesentlichen schon von den oben zitierten Autoren beschrieben worden.

Die Entwicklung des Organs

Das Organ wird vor jeder Häutung neu gebildet. Über *Scolitantides orion* hat schon Ehrhardt (1914) berichtet, daß es erstmalig nach der ersten Häutung vorhanden sei, was ich bestätigen kann. Ich kann aber nicht sagen, ob das generell bei allen Arten so ist, weil ich nicht das gesamte Material zweifelsfrei bestimmten Entwicklungsstadien zuordnen kann. In den ersten 1—2 Stadien, in denen das Organ vorhanden ist, sind nur zwei der beschriebenen Drüsenblasen vorhanden, und zumindest in den letzten beiden Stadien deren je vier.

Initialstadien sind schon lange vor einer Häutung zu finden. Es sind dies zwei relativ große Zellen mit verzweigten, großen Kernen, von denen die größere, der Leibeshöhle zu gelegene, die „Drüsenzelle" (die der Trichogenzelle der Haare und Porenkuppeln entspricht), einen Plasmafortsatz durch die der Cuticula zu gelegene Zelle, die der Tormogenzelle entsprechende „Halszelle", entsendet (Abb. 13 A). Dieser Fortsatz erreicht aber nur ungefähr 100 μm Länge und wird, nachdem er eine sehr dünne Cuticula ausgeschieden hat, wieder zurückgezogen. Teile von ihm bleiben jedoch schlauchförmig als Wandbelag der Halszelle erhalten. Beim Rückzug des Plasmaausläufers entsteht ein Lumen, das sich weiter ins Zellinnere fortsetzt (Abb. 13 B) und zum endgültigen großen Hohlraum erweitert (Abb. 13 C). Die Drüsenzelle im Initialstadium, noch ohne Lumen, hat ungefähr 100 bis 200 μm Durchmesser und ist unregelmäßig rundlich. Sobald ein Lumen von etwa 50 μm Weite gebildet ist, kann sie schon 250 μm und mehr groß sein. Ihre Wand ist dann bis zu 40 μm dick, mit PAF-Gemisch orange angefärbt und von den großen Verzweigungen des Kerns durchsetzt. Die Halszelle sieht histologisch fast genau so aus und hat nur einen weniger verzweigten Kern. Deswegen sind die beiden Zellen an Anschnitten, wo sie sehr eng aneinander liegen, schwer zu unterscheiden.

Der cuticuläre Kragen um die Mündung liegt der Halszelle an. Möglicherweise wird er von ihr, und zwar in diesem frühen Stadium, gebildet.

Später streckt sich die Halszelle und mit ihr der Halsteil der Drüsenzelle. Am histologischen Bild erkennt man am Halsteil innen eine 3—5 μm dicke, mit PAF-Gemisch tiefblau angefärbte Schicht von streifiger Struktur; diese Streifen liegen senkrecht zur Wand und lassen an manchen Objekten Vakuolen zwischen sich erkennen. In dieser Schicht liegen niemals Kernanschnitte. In der äußeren Schicht, durch eine deutliche dunkle Linie von der blauen Streifenschicht getrennt, ist das Plasma orange gefärbt und von Kernanschnitten durchzogen. Diese äußere Schicht ist etwa 10 bis 20 μm dick. Von Ehrhardt (1914) und Fiori (1957) ist die innere, streifige Schicht als eine zur äußeren Schicht gehörige Intima betrachtet worden. Fiori (1957) wiederholt die schon von Ehrhardt (1914) widerlegte Newcomersche Behauptung, daß es sich bei der Blasenwand

um ein vielzelliges Epithel handle. Ehrhardt hat erkannt, daß am Aufbau der Drüsenblasen nur zwei Zellen beteiligt sind, hielt aber den streifigen Innenteil der Halsregion dennnoch für die Intima der Halszelle. Durch ontogenetischen Vergleich und durch Rekonstruktion von Serienschnitten erkennt man aber, daß die blau angefärbte, streifige Innenschicht des Halsteiles ein Teil der Drüsenzelle und nicht der Halszelle ist. An einzelnen, günstig gelegenen Schnitten sieht man zwischen dem Halsteil der Drüsenzelle und der Halszelle deutlich einen breiten Spalt in der Region, wo sich die Halszelle allmählich von der Drüsenzelle abhebt. Im sackförmigen Teil ist die Wand der Drüsenzelle außen orange angefärbt und von Kernanschnitten durchzogen. Sie ist etwa 10 bis 20 μm dick. Die innerste Schicht ist in sehr dünner Lage blau angefärbt, aber nicht streifig, sondern unregelmäßig körnelig strukturiert. Die Streifenstruktur des Halsteiles endet an der Einschnürung, wo auch die Halszelle endet. Daß es sich bei den Drüsenblasen tatsächlich um Riesenzellen mit verzweigten Kernen und nicht um ein vielzelliges Epithel handelt, zeigen deutlich die mit Karminessigsäure gefärbten Totalpräparate (Abb. 14, 15). Einen Begriff von den Größen der Drüsenzellen gibt die Tabelle 4.

Im weiteren Verlauf degenerieren die Blasen. Die Wand wird immer dünner und mißt schließlich nur mehr etwa 5 μm. Sie ist dann ganz graublau angefärbt, und die Kernanschnitte treten stark bucklig aus ihr heraus (Abb. 13 D). Karminessigsäure färbt das gesamte Material rosa, und man hat Mühe, die Kerne darin zu erkennen — im Gegensatz zu frisch gebildeten Blasen, wo sich die Kerne tiefrot vom glasklaren Plasma abheben (Abb. 16). Später zerreißen die Blasen und werden abgebaut. An verpuppungsreifen Raupen kann man manchmal Plasmareste, die von den Blasen stammen, in den Hohlräumen des zusammengepreßten Cuticulaspaltes sehen. Falls aber eine weitere Raupenhäutung bevorsteht, sind inzwischen schon die zum nächsten Stadium gehörenden Blasen ausgebildet und funktionstüchtig geworden (Abb. 16). Sowohl Hals- als auch Drüsenzelle werden nach jedem Stadium zerstört. Es muß also auch hier eine weitere Zelle erhalten bleiben, die für die Neubildung des Apparats bei jeder Häutung sorgt, so wie es nach Henke (1953) bei allen Haarorganen ist. Daß das ganze Organ dem Haar und seinen Bildungszellen homolog ist, kann nach der geschilderten Entwicklung und nach dem Lagekriterium nicht bezweifelt werden. Das hat schon Ehrhardt (1914) angedeutet.

Der Sekretionsmodus

Die Größe der Drüsenzellen erlaubt es, die Sekretion an den Schnitten deutlich genug zu erkennen. Die innerste dünne Schicht des peripheren Teiles der Drüsenzelle ist, wie schon erwähnt, in der PAF-HALMI-Färbung blau angefärbt und von unregelmäßig körneliger Struktur. In Lumen aller Blasen fand ich größere Mengen blauer, netzartigkörneliger Substanz, die entweder ganz locker verteilt oder klumpig komprimiert sein kann. An einigen Objekten ist nun deutlich zu sehen, daß dieses blaue Material sich vom Wandinnern ablöst, daß dazwischen maschenartige Hohlräume von etwa ab 3 bis 5 μm Durchmesser blasig aufgetrieben sind, die nach dem Ablösen von der Wand sehr bald zerplatzen (Abb. 18). Der Schluß liegt nahe, daß das nach innen zu gelegene Plasma Vakuolen in sich bildet und mit ihnen in unregelmäßiger Form abgestoßen wird. Während des Abstoßens oder knapp danach entleert sich das Sekret in das große Lumen, in dem die Plasmareste flottieren.

Solche Art der Sekretion ist von verschiedenen Drüsen bekannt und kann nach Weber

(1954) als merokrin bezeichnet werden. Das allmähliche Dünnerwerden der Wand ist die Folge der fortgesetzten Ablösung des Plasmas nach dem Lumen zu.

Ob auch die Halszelle sekretorisch tätig ist, kann ich nicht sagen, ebensowenig, welche Bedeutung die streifige Struktur des ihr innen anliegenden Teils der Drüsenzelle hat.

Das Sekret der Newcomerschen Drüsen

Von den Autoren wird übereinstimmend angenommen, daß es sich bei der vom Newcomerschen Organ ausgeschiedenen Flüssigkeit um etwas chemisch Ähnliches wie die Blattlausausscheidungen handle, also um eine wäßrige Lösung von Zuckerarten. Das Sekret ist farblos, wasserklar und ziemlich viskos, was man oft sehen kann, wenn saugende Ameisen beim Absetzen davon Fäden ziehen. Es muß ausdrücklich bemerkt werden, daß der Honigtau der Homopteren ein Exkrement ist. Bei den Lycaenidenraupen wird die Flüssigkeit aber von eigenen, spezialisierten Drüsenorganen produziert und ist also als Sekret einzustufen.

Zur allgemeinen Orientierung, ob der „Raupenhonig" tatsächlich Zucker enthält, entnahm ich einige Tröpfchen davon an Raupen von *Plebejus argus* und versetzte sie mit Fehlingscher Lösung. Nach schwachem Erwärmen entstand eine orangefarbene Trübung, die das gleiche mikroskopische Bild zeigte wie eine gleichartig behandelte Traubenzuckerlösung. Damit wurde eine reduzierende Wirkung nachgewiesen, und die Ansicht von der Zuckernatur der gelösten Stoffe erhält eine gewisse Stütze. Genaueres kann nur eine mikrochemische Analyse aussagen.

Die Funktion des Organs

Am lebenden Tier ist zu sehen, daß auf bestimmte Reize hin ein Sekrettropfen aus dem Spalt an die Oberfläche quillt. Von den bisherigen Autoren ist für dieses Auspressen der Flüssigkeit eine Erhöhung des Druckes der Hämolymphe verantwortlich gemacht worden. Dadurch soll der Boden der Falte gehoben werden und das in ihr befindliche Sekret, ebenso wie das in den Blasen enthaltene, soll an die Oberfläche gelangen. Das Vorquellen des Sekrets soll durch Kontraktion der beiden Muskeln, die am Boden der Falte ansetzen, unterbrochen und rückläufig gemacht werden. Nun ist die Erhöhung des inneren Flüssigkeitsdruckes sicherlich geeignet, Sekret aus dem Spalt auszutreiben. Die Rolle, der bei dieser Erklärung den Muskeln zugedacht ist, befriedigt aber nicht. Wenn bei ihrer Kontraktion im Spalt mehr Volumen geschaffen werden sollte, dann müßten bei ihrer gegebenen Lage entweder starre Wände des Spaltes und ein breiter, erhabener Boden des Spaltes vorhanden sein, oder die Muskeln dürften nicht lateral am Spalt, sondern vorne und hinten ansetzen, so daß sie den Spalt, so wie er tatsächlich gebaut ist, basal erweitern können. Beides trifft nicht zu. Bei einer Kontraktion der Muskeln wird vielmehr der Spalt lateral auseinandergezogen, sein Volumen dabei aber verengt (Abb. 19). Ich nehme also an, daß das Organ so funktioniert: Im Innern der Drüsenzelle wird Sekret gebildet. Verdrängung durch nachkommendes, neu gebildetes Sekret und Elastizität der Blasenwand drücken die Flüssigkeit durch die Mündung in den Spalt, der von der Cuticula gebildet ist. Muskelbeteiligung scheidet aus, weil die Blase von keinen solchen umgeben ist. Die dünne Membran, die vom Kragen ausgeht und über die Mündung hängt, reißt wahrscheinlich bald (was an den Schnitten allerdings nicht eindeutig zu sehen ist). Nach Kontraktion der beiden Muskeln wird der Spaltraum verbreitert, dabei aber verengt (Schema in Abb. 19), und die darin befindliche Flüssigkeit gelangt nach außen. So kann

auch die Beobachtung erklärt werden, daß das von der Raupe ausgeschiedene Flüssigkeitströpfchen wieder eingezogen werden kann: das ist beim Erschlaffen der Muskeln möglich, wodurch der Spalt durch die Elastizität seiner Wände wieder größeres Volumen einnimmt und die Flüssigkeit zurücksaugt. Ein Zurücksaugen in die Blase halte ich für unwahrscheinlich.

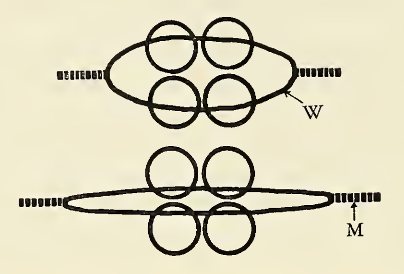


Abb. 19. Schema der Sekretentleerung aus dem Newcomerschen Organ durch Muskelkontraktion und Spaltverengung. Kreise: Mündungen der Drüsenzellen. W = Wand des Spaltes, M = Muskeln

2.26 Die Tentakel.

Die in dieser Arbeit als Tentakel bezeichneten Gebilde der Lycaenidenraupen stehen schräg seitlich am 8. Abdominalsegment, etwas unterhalb der Stigmen und etwas hinter ihnen. Es handelt sich um ausstülpbare, zylindrische Gebilde mit einem subdistalen Kranz feiner Haare. Sie sind schon lange bekannt: dem ersten Autor (DS 1785), der über den Ameisenbesuch geschrieben hat, sind sie an der Raupe von *Plebejus argus* als „rote Wärzgen" aufgefallen. Die ausführlichsten Zusammenfassungen des äußeren Baues solcher Organe geben Clark und Dickson (1956) und Hinton (1951). An Hand von Serienschnitten untersuchten ihren Bau Newcomer (1912) und Ehrhardt (1914). Ersterer begnügt sich damit, neben der allgemeinen Form des Organs nur eine flaschenförmige Zelle mit einem daraus entspringenden Haar aufzuzeichnen. Ehrhardt (1914) versucht eine genauere Beschreibung und Abbildung der Struktur des Haares und seiner zelligen Basis, scheint aber einer Täuschung oder Artefakten zum Opfer gefallen zu sein. Obwohl ich an meinen Schnitten die Struktur des Organs nicht bis in die letzten Einzelheiten sehen kann, bin ich sicher, daß die Ehrhardtsche Darstellung (er untersuchte *Scolitantides orion*) in Detail nicht zutrifft.

Bei den meisten Arten, die ich untersucht habe, stimmen die Einzelheiten, soweit erkennbar, auffallend in Größe und Form überein. Zunächts sei die Beschreibung des Organs bei Raupen des letzten Stadiums gegeben.

Das Organ besteht aus einer einfachen Einstülpung der Körperdecke. Epidermis und Cuticula setzen sich ohne Unterbrechung in die Außenhaut fort. Die Epidermiszellen der Tentakel zeigen weder in der Größe noch in sonstigen histologisch erkennbaren Eigenschaften einen Unterschied gegenüber der normalen Körperepidermis. Die Länge eines eingezogenen Tentakels beträgt von der Mündung bis zum Ansatz des Retraktors größenordnungsmäßig 600 bis 800 μm, sein Durchmesser inklusive der Epidermis etwa 100 μm. Die Cuticula der Tentakel ist ungefähr 10 μm stark, wozu noch Erhebungen der Epicuticula, die dort dicht und fein gefaltet ist (was natürlich am eingestülpten Organ besonders

auffällt), in der Höhe von 5 μm kommen. Die Körperdecke neben der Mündung der Tentakel mißt beispielweise 150 μm; die Verschmälerung der Cuticula ist zwar neben der Mündung ziemlich abrupt, aber doch kontinuierlich ohne Vorsprünge oder Stufen. Der Innendurchmesser der eingezogenen Tentakel variiert in weiten Grenzen, was bei einem so plastischen, weichhäutigen Gebilde verständlich ist. An Querschnitten sieht man, daß die Cuticula in tiefe Falten gelegt ist, denen die anliegende Epidermis jedoch nicht bis in die tiefsten Buchten folgt. Diese Buchten werden vielmehr von einer Cuticulaschicht ausgefüllt, die sich heller anfärbt und offenbar sehr locker und elastisch ist, denn an dem ausgestülpten Tentakel sind keinerlei Falten oder Längsvorsprünge zu sehen. Diese lockere Cuticula geht kontinuierlich in den dichteren, dunkler angefärbten Teil der Endocuticula über. Am inneren Ende des Organs, bzw. am äußeren, wenn man es im ausgestülpten Zustand betrachtet, setzt ein Retraktormuskel an, der schräg nach innen unten geht und an der gegenüberliegenden Körperwand sein Widerlager findet (Abb. 20). Die Stelle, wo er am Tentakel ansetzt, ist frei von Haaren oder anderen Emergenzen. Anschließend aber sitzen in gürtelförmiger Anordnung zahlreiche (etwa 20 bis 50) Haare. Ein solches Haar hat 4—5 μm Außendurchmesser, 2—3 μm Innendurchmesser, etwa 400 μm Länge, ist im Querschnitt unregelmäßig rundlich und trägt von der Basis bis zur Spitze feine, etwa 5—6 μm lange, unter 1 μm dicke, spitze, schräg abstehende Seitenzweige. Jedes Haar sitzt auf einem länglich-halbkugelförmigen Sockel von ungefähr 10 μm Basisdurchmesser auf. Die Art der Einlenkung konnte ich nicht genau erkennen, weil sie unter der Sichtbarkeitsgrenze des Lichtmikroskops liegt. Am Sockel sind undeutlich ringförmige Strukturen von unter 1 μm Abstand voneinander zu erkennen; ob sie auf eine gleichartige Einlenkung wie bei den viel größeren, normalen Haaren der Körperdecke hindeuten, kann nicht entschieden werden. Die Wand des Sockels ist unter 1 μm stark. Knapp nach der Einlenkungsstelle des Haares in den Sockel, das ist rund 5 bis 10 μm davon entfernt, sind viele Haare der eingezogenen Tentakel elastisch abgeknickt. Das ist angesichts der Notwendigkeit des raschen Zusammenlegens

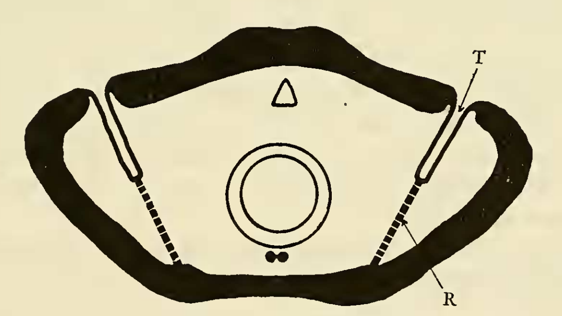


Abb. 20. Lage der Tentakel im 8. Abdominalsegment einer Lycaenidenraupe. Schematischer Querschnitt, T = Tentakel; R = Retractor

auf engem Raum während des Einziehens des Tentakels zweckmäßig; es kann sein, daß die Wand des Haares dort besonders dünn ist. Im Schnittpräparat kann man das aber nicht erkennen.

Newcomer und Ehrhardt haben unterhalb jedes solchen Haares eine flaschenförmige Zelle gesehen. Ich muß jedoch feststellen, daß dort zwei Zellen sitzen. Die eine liegt in

der Epidermis, ist aber dicker als normale Epidermiszellen, während die andere diese erste Zelle am oberen Ende zylindermantelförmig umgreift und so bis knapp unter die Haareinlenkung des Sockels reicht. Es liegen also grundsätzlich die selben Verhältnisse wie bei den normalen Haaren vor, nur sind sie wegen der Kleinheit der Objekte an den Tentakeln schwerer zu sehen.

Diese Beschreibung betrifft die Tentakel im letzten Larvenstadium. An einigen kleineren Raupen von *Scolitantides orion,* deren Stadium nicht genau festgelegt werden kann. fand ich zum Unterschied dazu mit Sicherheit keine Haare an den Tentakeln. Wie weit dies allgemein gilt, kann ich noch nicht sagen. An vergleichbar großen Raupen anderer Arten fand ich gleiche Haare wie bei den erwachsenen, wenn auch weniger davon. Bei solchen Raupen ist das ganze Organ entsprechend kleiner. Die Länge der Tentakel erreicht beispielsweise 200 μm und der Durchmesser 30 μm.

Bei der Häutung wird der gesamte cuticuläre Teil, so wie allgemein an der Körperdecke, abgebaut und abgestreift. In den abgestreiften Sockeln der Haare verbleiben, so wie bei den normalen, großen Haaren, Plasmareste.

Die Tentakel zweier von mir untersuchter Arten, *Phasis thero* und *Poecilmitis thysbe,* weichen von den anderen in mehreren Punkten ab. Sie gehören dem „Peitschentyp" nach Clark und Dickson (1956) an (siehe Kap. 2.31 dieser Arbeit).

Die Epicuticula der Tentakel von *Phasis thero* ist mit sehr kleinen Pusteln gleichmäßig besetzt. Subdistal stehen große Haare von ganz normalem Bau, wie sie an der Körperdecke der Raupen überall zu finden sind. Ihr Durchmesser liegt bei etwa 10 μm, der ihres Sockels bei 15 μm. Die Mündung der Tentakel ist von einem sklerotisierten Ring umgeben, auf dem ein Kranz starker, keuliger Haare sitzt.

Bei *Poecilmitis thysbe* hat der distale Teil der Tentakel cuticuläre unregelmäßige Längsfalten. Gegen die Mündung zu gehen diese Falten in längliche Schollen über, die mit ganz feinen, etwa 10 μm langen Härchen besetzt sind. Diese scheinen auf je einem Sockel aufzusitzen, der einen Basisdurchmesser von etwa 2 μm hat. Jede Scholle trägt etwa 20 solcher Härchen. Die Schollen sind nicht massive Verdickungen, sondern nun hohle Ausbuchtungen der Cuticula. Eine Scholle mißt etwa 15 bis 30 μm in der Länge und etwa 10 bis 15 μm in Breite und Höhe. Die Mündung der Tentakel ist bei dieser Art von einem extrem sklerotisierten Ring umgeben, der etwa 200 μm hoch, 50 bis 80 μm stark ist und 250 μm Durchmesser hat. Er stellt eine faltige Erhöhung der Cuticula dar, wie an Längsschnitten zu sehen ist. Die Tentakel selber sind wie bei den anderen Arten gebaut. Ihre Haare haben einen Durchmesser von etwa 4 μm; größere Haare wie bei *Phasis thero* sind nicht vorhanden.

Bei diesen beiden Arten habe ich ebensowenig wie bei allen anderen drüsige Strukturen an oder in den Tentakeln gefunden.

2.3 Die beim Ameisenbesuch wirksamen Verhaltensweisen freilebender Lycaenidenraupen.

Im Gegensatz zu den Ameisen, die ein reiches Inventar verschiedensten Verhaltens erkennen lassen, sind die Lycaenidenraupen in dieser Hinsicht undankbare Objekte. Das liegt nicht allein in ihrer relativen Bewegungsträgheit; Verhalten besteht ja grundsätzlich nicht allein aus Bewegungen, sondern auch aus Ruhezuständen, die nachweislich echte Instinkthandlungen sein können (vgl. Otto 1958), und aus der Tätigkeit von Drüsen. Das Verhaltensinventar von Lepidopterenraupen ist allgemein klein. Sie verfügen über

Tabelle 5. Versuche über das Verhalten von Lycaenidenraupen gegenüber Ameisen. In Prozenten der Versuche beobachtet.

				Mundanpressen bzw. Saugen der Ameisen		Trillern der Ameisen konzentriert sich			
	Zahl der Versuche	Zahl der beteiligten Ameisenarten	Ausstülpen der Tentakel	am Newcomerschen Organ	lateral	am Newcomerschen Organ	lateral	am Thorakal = segment I dorsal	Trillern an anderen Stellen
Thecla betulae	78	39	—	—	5	—	68	16	9
Quercusia quercus	33	25	—	—	3	—	39	12	18
Strymonidia ilicis	23	20	—	9	—	91	—	5	5
S. spini	82	43	—	17	—	64	—	5	10
S. w-album	47	30	—	4	—	66	—	2	12
S. acaciae	9	9	—	11	—	88	—	33	33
Fixsenia pruni	11	10	—	—	—	81	27	72	45
Lycaena virgaureae	18	14	—	—	5	—	94	56	10
L. tityrus	5	5	—	—	—	—	60	—	40
L. phlaeas	6	6	—	—	—	—	80	50	—
L. dispar	47	31	—	—	15	—	39	—	31
L. hippothoe	4	4	—	—	—	—	75	—	50
Lycaenopsis argiolus	3	3	33	33	—	67	—	—	—
Scolitantides orion	22	19	21	68	—	82	—	4	12
Philotes vicrama	3	3	—	33	—	100	—	33	67
Maculinea alcon	13	11	—	15	—	38	—	—	53
Plebejus argus	74	37	23	29	—	60	—	16	20
P. idas	5	5	40	20	—	80	—	20	—
P. argyrognomon	24	22	16	33	—	87	—	4	29
Aricia agestis	7	7	—	28	—	28	—	—	14
Polyommatus icarus	29	24	10	7	—	58	—	7	17
P. icarius	16	16	13	13	—	94	—	26	38
P. thersites	10	8	10	10	—	60	—	—	30
P. argester	14	13	7	36	—	93	—	36	14
P. coridon	33	14	21	37	—	82	—	3	12
P. damon	9	8	11	44	—	88	—	11	22
P. daphnis	23	21	30	35	—	65	—	9	5

Die Versuche mit *Callophrys rubi, Lycaena helle, Maculinea arion, Everes argiades* und *Cupido minimus* sind nicht enthalten, weil sich ihre Ergebnisse nicht zur statistischen Auswertung eignen.

die lebensnotwendigen Verhaltensweisen der Fortbewegung, der Ernährung, der Anfertigung von Gespinsten und Gehäusen etc. Hier sollen die Verhaltensweisen herausgehoben werden, in denen sich die Lycaenidenraupen von anderen Lepidopterenraupen unterscheiden, besonders jene, die im Dienst der Ameisenbeziehungen stehen.

Diesem Verhalten der Raupen sind nicht nur die aktiven Handlungen, sondern auch die Schlüsselreize als Auslöser für bestimmtes Ameisenverhalten zuzurechnen.

Die wichtigsten Bestandteile des aktiven Verhaltens sind: Das Fehlen reflektiver ruckartiger Bewegungen, die Bewegung der Tentakel und das Ausscheiden von „Raupenhonig".

2.31 Die Tentakelbewegung.

Im Ruhezustand sind die Tentakel ins Körperinnere versenkt. Ausgestülpt werden sie in der Regel nur bei Anwesenheit der Ameisen. Die Häufigkeit des Ausstülpens überhaupt und auch die Beweglichkeit beim Ausstülpen und Zurückziehen sind stark artverschieden. Die Häufigkeit bei den untersuchten Arten ist aus Tabelle 5 zu entnehmen. Einigen Arten (wie *Plebejus argus* und *P. idas*), die nahezu immer die Tentakel in Bewegung haben, stehen andere gegenüber, bei denen man sie fast nie ausgestülpt sieht.

Der Ablauf der Bewegung geht so vor sich, daß beim Ausstülpen (Abb. 21) zunächst die dem Integument unmittelbar verwachsenen Teile zylinderförmig über der Oberfläche erscheinen und sich durch Nachschieben der distalen Teile von innen her verlängern. Die terminal sitzenden Borsten liegen in diesem Rohr zunächst gebündelt parallel, spreizen

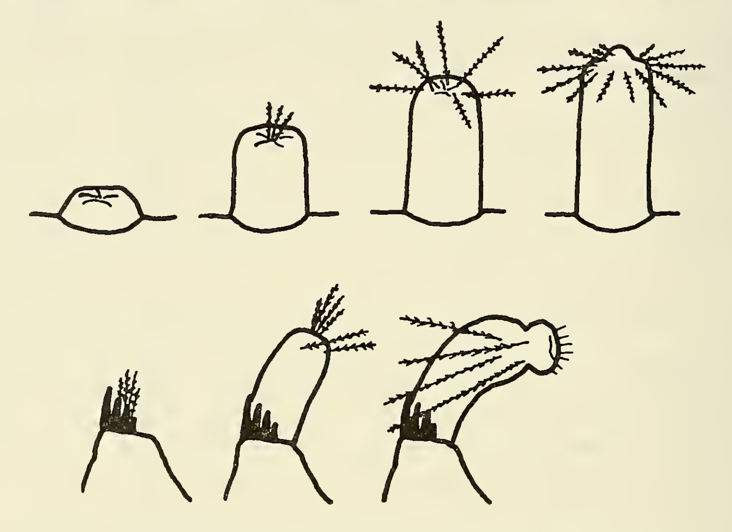


Abb. 21. Bewegungsablauf des Tentakelausstülpens. Oben: Polypentyp, Original. Unten: Peitschentyp, verändert nach Clark und Dickson (1956)

sich aber, sobald es seine volle Länge erreicht hat, nach Maßgabe des Innendruckes. In dieser voll ausgestreckten Stellung kann das Organ längere Zeit verharren. Häufig wird es aber sofort wieder eingezogen, wobei der Vorgang umgekehrt verläuft. Das Einziehen beginnt aber oft auch schon, bevor es voll ausgestülpt war. Bei den untersuchten Arten verläuft der Vorgang des Ausstülpens oder Einziehens ungefähr in der Größenordnung von knapp einer Sekunde; er kann auch wesentlich länger dauern, viel kürzer aber selten. Diese Arten haben Tentakel mit distal mehr oder weniger radiär scheibenförmig abstehenden Borsten. Man könnte diese Art der Tentakel Polypentyp nennen ("warning beacons" nach Clark und Dickson 1956). Im Gegensatz dazu beschreiben diese Autoren bei afrikanischen Arten den Peitschentyp ("whip type") der Tentakel mit nicht radiär, sondern irgendwie asymmetrisch oder pinselförmig abstehenden distalen Borsten. Beim Peitschentyp bewegen sich die Tentakel außerordentlich viel schneller. Bell (1919: 483) vergleicht diese Bewegungen bei *Apharitis hypargyrus* Butl. mit denen einer Schlangenzunge. Ich hatte Gelegenheit, lebende Raupen von *Phasis thero* und *Poecilmitis thysbe* zu beobachten, die beide Tentakel vom Peitschentyp haben. Die viel

raschere Bewegung war unverkennbar. Ich schätzte sie pro Oszillation auf eine Zehntelsekunde. Von europäischen Arten ist der Peitschentyp nicht bekannt.

Der Mechanismus der Bewegung, die bei den beiden symmetrischen Tentakeln unabhängig voneinander abläuft, wird von allen Autoren übereinstimmend und glaubhaft so erklärt, daß für das Ausstülpen erhöhter Druck der Hämolymphe, für das Einziehen die Kontraktion des distal ansetzenden Retraktors verantwortlich sei. Die Auslösung der Bewegung wäre in mechanischer Reizung der Raupe zu suchen. Wenn sie von Ameisen überlaufen, betastet oder betrillert wird, stülpt sie die Tentakel aus. Ausgestülpt wird, wenn eine Ameise die Raupe zwar berührt oder vor kurzem berührt hat, sich aber nicht in der unmittelbaren Nähe der Tentakel aufhält. Wenn sie die Tentakel berührt, werden sie sofort eingezogen. Jedoch auch durch Betasten mit feinen Gegenständen, durch Nahebringen zappelnder Kleintiere, und selbst durch stärkere Temperaturerhöhung und elektrischen Induktionsstrom kann man Ausstülpen erreichen, wie Ehrhardt (1914) angibt. Bei der *Phasis thero*-Raupe sah ich Ausstülpen der Peitschententakel nicht nur bei Ameisenbesuch, sondern auch bei sonstiger Reizung der Raupe, und ich konnte es experimentell jederzeit durch Betupfen der Raupe, insbesondere des 8. Abdominalsegments, mit einer Nadel hervorrufen. Die Häufigkeit des Ausstülpens und Zurückziehens in rascher Folge schien in diesem Fall direkt proportional der Stärke des Reizes. Die Tentakel der *thero*-Raupe schlagen nicht senkrecht nach oben wie bei den anderen untersuchten Arten, sondern schräg nach innen. Bei manchen Arten, z.B. *Azanus natalensis* Trim. und *Cyclirius crawshayanus* Auriv. werden die Tentakel nach Jackson (1937) angeblich nie ausgestülpt, sondern man sieht nur eine rasche, peristaltische Bewegung an der Stelle, wo sie an die Oberfläche anschließen.

Viele Autoren, u.a. Thomann (1901) und Ehrhardt (1914), nehmen an, daß von den Tentakeln ein den Ameisen angenehmer Duft ausginge. Angesichts der bescheidenen Größe der Zellen der Tentakelhaare ist eine Drüsenfunktion aber fraglich. In anderen Fällen wird eine abschreckende Wirkung vermutet, besonders bei Raupen mit Peitschententakeln wie *Curetis* spp. Die *Cremastogaster*-Ameisen, die in meinen Versuchen von solchen „Peitschenhieben" der *Phasis thero*-Raupe getroffen wurden, waren aber nur leicht beunruhigt und wurden nicht vertrieben. Eine Abschreckung scheint mir also, zumindest bei diesem Objekt, nicht glaubhaft.

Nach meinen ersten Beobachtungen (Malicky 1961) war ich geneigt, mich der Meinung der genannten Autoren anzuschließen. Ich hatte den Eindruck, daß die Ameisen sich nach Ausstülpung der Tentakel sehr rasch dem Hinterende der Raupe zuwenden und dieses betasten würden. Nun, nachdem ich Zehntausende Ameisenindividuen beobachtet habe, kann ich diese Meinung nicht mehr vertreten. In den vielen weiteren Versuchen habe ich irgend eine eindeutige und regelmäßige Reaktion der Ameisen auf die Tentakel nicht gesehen. Auch früheren Beobachtern, wie Thomann (1901) und Newcomer (1912), ist nichts Derartiges aufgefallen. Dazu kommt noch, daß das Verhalten der Ameisen an Raupen, denen die Tentakel fehlen (z.B. *Strymonidia* spp.) qualitativ genau gleich ist wie an den anderen und ebenso an Raupen, denen ich die Tentakel mit einem Kunstharz überdeckt hatte. Ich kann auch meine damals geäußerte Vermutung, Newcomersche Drüsen und Tentakel bildeten bei *Plebejus idas* eine biologisch funktionelle Einheit, wegen damaliger Versuchsfehler nicht aufrecht erhalten. Da die anderen Autoren, die sich über den Zweck der Tentakel verbreitern, ähnlichen Täuschungen unterlegen sein mögen, sofern sie sich überhaupt der Mühe des Experimentierens unterzogen haben, ist keinerlei Hinweis auf irgend eine Wirkung der Tentakel auf das Ameisenverhalten vor-

handen. Ihre biologische Bedeutung ist also nach wie vor, oder bezüglich der bisherigen Hypothesen wiederum, unbekannt. Daß sie aber eine haben oder früher gehabt haben, ist angesichts ihrer relativen Komplikation und ihrer vollen Funktionstüchtigkeit bei so vielen Arten evident. Meine Vermutung, daß sie Rudimente anderer Organe seien (siehe Kapitel 7), kann daher noch immer revidiert werden müssen.

2.32 Das Ausscheiden des „Raupenhonigs".

Die in den großen Drüsenblasen des Newcomerschen Organs produzierte Flüssigkeit gelangt sukzessive in den gemeinsamen Hohlraum und wird willkürlich nach außen abgegeben. Die Abgabe kann durch die Anwesenheit der Ameisen, insbesondere durch ihr Trillern und Beißen, ausgelöst werden, doch ist Abgabe nach Ehrhardt (1914) auch durch andere mechanische sowie thermische und elektrische Reizung möglich. Die Häufigkeit der Flüssigkeitsabgabe steigt mit der Größe der Drüsen (vgl. Tabelle 4) an.

Dem Erscheinen des Tröpfchens folgt das Saugen der Ameise, das in Kapitel 2.143 beschrieben ist. Wenn ein ausgeschiedener Tropfen längere Zeit hindurch nicht von Ameisen gefunden worden war, habe ich wiederholt gesehen, wie ihn die Raupe wieder eingezogen hat. Die Funktion dieses Vorgangs ist in Kapitel 2.25 beschrieben. Der ausgeschiedene Tropfen ist nicht nimmer gleich groß. In manchen Fällen habe ich ihn nicht gesehen, trotzdem aber Saugen der Ameisen festgestellt. Da aber das Saugen bzw. Mundanpressen der Ameisen auch an Raupen erfolgt, die keine Newcomersche Drüse haben, muß dieses Verhalten der Ameisen sowohl durch den „Raupenhonig" als auch durch das Sekret der Porenkuppeln ausgelöst werden können.

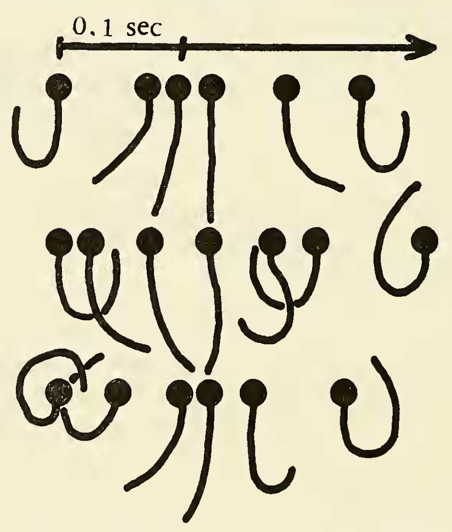


Abb. 22. Drei Serien von Bewegungsabläufen des Seitlich-Umherschlagens einer Geometridenraupe (*Triphosa dubitata*). Schematische Dorsalansicht, aus Filmaufnahmen herausgezeichnet. Es ist nur die Seitwärtskomponente dargestellt

2.33 Seitlich-Umherschlagen, Umdrehreflexe.

Bei Lepidopterenraupen sehr weit verbreitet ist ein reflektives, ruckartiges, seitliches Verbiegen des Körpers. Es tritt auf, wenn die Raupe irgendwie stärker mechanisch gereizt

wird. Gleichzeitig mit dieser Bewegung tritt häufig, aber nicht immer, eine Verdrehung um die Körperlängsachse auf. Dauer und Ablauf dieser Bewegung sind in Abb. 22 gezeigt. Große Ähnlichkeit hat sie mit einem Umdrehreflex, der auftritt, wenn die Raupe auf den Rücken zu liegen kommt. Vielleicht sind beide Bewegungen identisch. Gross (1959) lokalisiert für diesen raschen „Umdrehreflex II", wie er ihn nennt, als Steuerzentrum Ganglien, die kaudal vom Unterschlundganglion liegen. Er beschreibt einen weiteren „Umdrehreflex I", der wesentlich langsamer abläuft; die auf dem Rücken liegende Raupe wendet zuerst Kopf und Thorax und anschließend kontinuierlich, sich dabei schraubig verdrehend, die distalen Segmente mit der Ventralseite zur Unterlage. Dieser Reflex wird vom Unterschlundganglion gesteuert. Das Oberschlundganglion hat auf keinen der beiden Reflexe einen Einfluß.

Die untersuchten europäischen Lycaenidenraupen haben nur den Umdrehreflex I. Weder den ruckartigen Umdrehreflex II noch das seitliche Umherschlagen habe ich bei ihnen je gesehen oder im Versuch herbeiführen können, wohl aber bei *Phasis thero.*

Da sich in den Versuchen gezeigt hat, daß sehr rasche, ruckartige Bewegungen bei Ameisen als Angriffsauslöser wirken, wird durch das Fehlen dieser Bewegungen der Ameisenangriff auf die Lycaenidenraupen vermieden. Die biologische Bedeutung liegt auf der Hand. Nach meinem Dafürhalten ist dieses Verhaltenselement, nämlich das Fehlen eines weitverbreiteten Reflexes, eine primäre Voraussetzung für die Vergesellschaftung zwischen den untersuchten Lycaenidenraupen und Ameisen.

2.34 Die Auslösung des Trillerns der Ameisen durch Lycaenidenraupen.

Wenn in anderen Fällen auch andere Auslöser in Betracht kommen mögen (Kloft 1959, Wallis 1964, Zwölfer 1958), zwingt das kennzeichnende Trillern beim Besuch von Lycaenidenraupen die Vermutung eines spezifischeren Auslösers auf.

Der erste Gedanke wäre, in der mechanischen Struktur des Integuments, das bei vielen Lycaenidenraupen mit recht kompliziert gebauten Haaren versehen ist, einen solchen Auslöser zu suchen. Rauhe Oberflächen von komplizierter Struktur gibt es aber besonders an Pflanzen recht häufig, ohne daß Ameisen dort trillern würden. Auch die merkwürdig asselförmige Gestalt vieler Lycaenidenraupen kann dafür nicht in Betracht kommen, denn Ameisen sind nicht imstande, so große Gebilde tastenderweise zu identifizieren. Mechanische Auslöser scheiden also aus.

Bewegungen besonderer Art wären nach Kloft (1959) und Wallis (1964) eher wahrscheinlich. In den Versuchen habe ich aber nie gesehen, daß etwa die rasche Bewegung der Tentakel ein Ameisentrillern ausgelöst hätte. Bei *Anatole rossi* Clench (Ross 1966), *Hamearis epulus signatus* Stich. (Bruch 1926) und *H. susanae* Orf. (Bourquin 1953) sind zwar „vibrierende Papillen" am Prothorax der Raupen gefunden worden, und nach Bourquin berühren die begleitenden Ameisen oft diese Organe, aber die von mir untersuchten Raupen haben solche oder andere schnellbewegliche Organe nicht.

Es bleibt die Möglichkeit chemischer Auslöser. Das Sekret der Newcomerschen Drüsen scheidet aus, weil die Ameisen auch an Raupen trillern, die kein solches Organ haben. So kommt nur das Sekret der Porenkuppel-Organe in Betracht. Die Porenkuppeln haben Zellen drüsiger Struktur mit Ausführungsgängen an die Körperdecke, und sie kommen nur bei Raupen vor, die von Ameisen betrillert werden.

Ein Herausoperieren der Drüsenzellen und direktes Prüfen des Ameisenverhaltens verbot sich wegen ihrer Kleinheit. Außerdem ist es zweifelhaft, ob Ameisen auf die von einer einzigen Porenkuppel-Drüsenzelle ausgeschiedene Menge schon reagieren würden.

Das Herausschneiden eines Hautstücks mit vielen Porenkuppeln ist nicht zweckmäßig: erstens kann man dann gleich die intakte Raupe verwenden, und zweitens werden bei der Operation Substanzen des Leibesinhalts frei, die bei Ameisen auf jeden Fall Aggression auslösen. Eine direkte Prüfung war also technisch nicht möglich.

Da die Porenkuppeln in artcharakteristischer Weise über das Integument der Raupen verteilt sind und an bestimmten Stellen dicht zusammentreten, muß sich, wenn ihr Sekret das Trillern auslöst, dieses an den betreffenden Stellen der Raupenoberfläche konzentrieren. Der Vergleich der Lokalisierung des Trillerns an bestimmten Raupen (Tabelle 5) mit der Verteilung der Porenkuppeln über ihre Oberfläche (Tabelle 2d) bestätigt das. Eine Anhäufung der Porenkuppeln an den Körperflanken mit einem Maximum im hinteren Viertel ist bei *Lycaena* spp., *Thecla* und *Quercusia* mit häufigem Trillern der Ameisen in eben dieser Region korreliert, und der Konzentration der Porenkuppeln in der Umgebung der Mündung der Newcomerschen Drüse bei vielen anderen Arten entspricht das Überwiegen des Trillerns ebendort sowohl bei Raupen, die ein solches Organ haben als auch bei *Strymonidia acaciae,* wo es fehlt. Allerdings ist zu beachten, daß diejenigen Arten, die „intensiveren" Ameisenbesuch erhalten (Tabelle 5), im Durchschnitt größere Drüsenzellen des Newcomerschen Organs haben (Tabelle 4). Es ist also anzunehmen, daß die Intensität, das heißt die Dauer des Verweilens der Ameisen an der Raupe und die Häufigkeit ihres Besuches auch von der Größe der Newcomerschen Drüsen und damit von der Menge des abgegebenen Raupenhonigs bestimmt wird. Diese Feststellung ist unabhängig von der Erkenntnis, daß grundsätzlich das Trillern von den Porenkuppeln abhängt.

Die Werte der beiden Tabellen sind Resultate von Versuchen, die unter teilweise ungleichen Bedingungen an uneinheitlichem Material angestellt wurden. Bei dieser Arbeit war es aber nötig, vor allem ein möglichst breites Artenspektrum zu untersuchen, damit die Allgemeingültigkeit der Aussagen besser gestützt werde. Ausständig ist auch der d i r e k t e Nachweis, daß das Trillern der Ameisen durch der Sekret der Porenkuppel-Organe ausgelöst wird, wie ihn Hölldobler (1967) in einem ähnlichen Fall bei Käferlarven erbracht hat.

2.4 Bau und Verhalten anderer Lepidopterenraupen in Hinblick auf das Verhalten von Ameisen.

2.41 Versuche mit anderen Lepidopterenraupen.

Durch die in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse an Lycaenidenraupen wird deutlich, daß deren besondere Bau- und Verhaltensmerkmale als Schutz gegen Ameisenangriffe gedeutet werden müssen. Wenn diese Deutung richtig ist, müssen Versuche mit anderen Raupen zeigen, daß jene, denen solche Merkmale nicht zukommen, unter Ameisenangriffen stärker zu leiden haben. Deshalb wurden orientierende Versuche mit Vertretern einiger anderer Familien angestellt. Das Material stammte aus dem östlichen Österreich, die Versuchsanordnung war wie bei den Lycaeniden. Die Ergebnisse lassen sich so zusammenfassen:

1. Stark behaarte Raupen, bei denen das dichte Haarkleid die Bisse von Ameisen abschwächte oder unwirksam machte: *Nemeobius lucina* (Lycaenidae, Hamearinae) mit *Lasius alienus* und *L. flavus; Hypogymna morio* L. (Lymantriidae) mit *Lasius alienus, Myrmica laevinodis, Formica bruni* (Bei den Versuchen waren die Dorsaltentakel, die für Lymantriiden charakteristisch sind: Klatt (1909), meist ausgestülpt oder in Bewegung);

Malacosoma castrense L. (Lasiocampidae) mit *Myrmica laevinodis, Formica polyctena, Formica bruni;*

2. Wenig behaarte Raupen, denen das ruckartige Umherschlagen abging und denen das Entkommen deswegen öfters gelingen mag: *Melanargia galathea* L. (Satyridae) mit *Formica polyctena* (innerhalb von 30 Minuten keine Verletzung der Raupe), *Lasius alienus, Myrmica laevinodis* (von beiden getötet);

3. Raupen mit Wehrsekreten, die die Ameisen abschreckten: *Zygaena filipendulae* L. (Zygaenidae) mit *Liometopum microcephalum, Formica lugubris, F. pratensis, Camponotus ligniperda;*

4. Raupen mit vorspringenden, verstärkten Teilen der Cuticula, die die Ameisenbisse unschädlich machten: *Melitaea didyma* O. (Nymphalidae) mit *Formica polyctena, Lasius alienus, Myrmica laevinodis;*

5. Wenig behaarte Raupen mit ruckartigem Umherschlagen, die in allen Versuchen getötet wurden: *Adopaea lineola* O. (Hesperiidae) mit *Myrmica laevinodis, Formica bruni, F. polyctena, F. cinerea; Xanthia gilvago* Esp. (Noctuidae) mit *Solenopsis fugax, Formica polyctena, F. cinerea; Operopthera brumata* L. (Geometridae) mit *Myrmica scabrinodis, Tetramorium caespitum, Liometopum microcephalum, Formica pratensis, F. fusca, F. gagates; Scotosia vetulata* (Geometridae) mit *Neomyrma rubida, Myrmica laevinodis, Tetramorium caespitum, Lasius alienus, L. flavus, Formica bruni, F. polyctena, F. cinerea* (nur bei *Prenolepis nitens* war kan Beißen zu sehen).

Diese Versuche fanden auf engem Raum statt, in dem die Ameisen dominierten und die Versuchsraupen fast keine Fluchtmöglichkeit hatten.

2.42 Die Anfälligkeit von Insekten gegenüber Ameisenangriffen.

Die Versuche und die Literatur zeigen, daß durchaus nicht alle Insekten außer Lycaenidenraupen den Ameisen zum Opfer fallen. Als Vorkehrungen gegen Ameisenangriffe deute ich:

Im Verhalten: Vermeiden rascher Bewegungen, die Angriffe auslösen würden (Lycaenidenraupen, *Melanargia*-Raupe) und Bewegungslosigkeit (Panic 1963, Wellenstein 1954); rascher Gang bei Verminderung des Bodenkontaktes (Raupen von Geometriden und quadrifinen Noctuiden; ruckartige Bewegungen, die eventuell Ameisen abschleudern (viele Raupen); Anfertigung von tragbaren Gehäusen (Raupen der Psychidae, Coleophoridae etc.) oder ortsfesten Gespinsten (Raupen der Tortricidae u.v.a.) aus Seide und Fremdkörpern; Abseilen an Seidenfäden, auf denen Ameisen nicht klettern können (viele Raupen, Spinnen), Maskieren mit Fremdkörpern (Raupen von *Euchloris* (Geometridae), Larven von *Lilioceris, Cassida* (Chrysomelidae) und *Philaenus* (Cercopidae): Stäger 1929); Wachsausscheidungen (*Scymnus*-Larven, Coccinellidae): Wichmann 1955.

Im Bau: Dichte Behaarung (Raupen: siehe oben, Auel 1928, Stäger 1929); vorspringende, gegen Bisse unempfindliche Teile (Raupen der Lycaenidae, Nymphalidae (s.o., Bischoff 1909), Coccinellidenlarven: Wichmann 1955, *Paracletus cimiciformis* (Homoptera: Zwölfer i.l.); Panzerbildungen (Raupe von *Liphyra brassolis,* Lycaenidae): Hinton 1951; *Sitona* (Curculionidae: Malicky 1961); *Anthribus* (Anthribidae): Wichmann 1955; Ipidae, *Cetonia* (Scarabaeidae: Wellenstein 1954); Unangreifbarkeit durch glatte Oberfläche (Coccinellidae: Wellenstein 1954); Wehrsekrete (Raupen von *Zygaena* (Zygaenidae): eigene Befunde, Stäger 1929; Coccinelliden und ihre Larven (Wellenstein 1954, Stäger 1929), *Trombidium (Acari):* Stäger, Collembola und Julidae; Panić 1963.

Diese Vorkehrungen müssen, wenn nicht allein, so doch vorwiegend gegen Ameisen als Abwehr zustandegekommen sein. Unter den terrestrischen räuberischen Arthropoden gibt es nur drei sehr artenreiche und dominierende Gruppen: die Carabidae, die Spinnen und die Ameisen, die als wichtige Feinde von Insekten allgemein in Betracht kommen. Die weitaus meisten heimischen Carabidae sind Bodenbewohner und scheiden daher als wesentliche Räuber der vorwiegend in der Baum- und Krautschicht lebenden Lycaenidenraupen aus. Ähnliches kann für die Staphylinidae gelten, bei denen aber nur wenige Arten groß genug sind, um größeren Raupen gefährlich werden zu können. Wenn solche Käfer aber beliebige Raupen angreifen, dann durchdringen ihre zangen- oder scherenförmigen Mandibel ohne weiteres sowohl Hautzapfen, Beißwülste als auch stärkere Behaarung. Die Lycaeniden-Beißwülste können also nicht gegen Käferangriffe „erfunden" worden sein, weil sie da gar nicht wirken (Abb. 4). Spinnen dürften als Raupenfeinde nur ausnahmsweise in Betracht kommen. Auch gegen ihre Cheliceren gewähren die geschilderten Merkmale keinen Schutz. Ameisen sind jedoch allgegenwärtig und sicherlich die wichtigsten nichtspezifischen Raupenfeinde. Keine der gegen sie wirksamen Methoden schützt jedoch gegen spezifische Feinde wie Schlupfwespen und Raupenfliegen. Auch gegen die sonst üblichen Feinde (Vögel, Kleinsäuger) schützen die genannten Methoden kaum.

3. Untersuchungen über den Besuch von Lycaenidenpuppen durch Ameisen.

3.1 Das Verhalten von Ameisen gegenüber Lycaenidenpuppen.

Verhaltensversuche wurden in gleicher Weise wie bei den Raupen angesetzt. Folgende Arten wurden geprüft:

Lycaendidae: *Thecla betulae, Quercusia quercus, Strymonidia spini, S. w-album, S. acaciae, Fixsenia pruni, Callophrys rubi, Glaucopsyche alexis, Plebejus argyrognomon, Polyommatus argester, P. daphnis.*

Formicidae: *Myrmica laevinodis, M. scabrinodis, Cremastogaster scutellaris, Tetramorium caespitum, Liometopum microcephalum, Tapinoma erraticum, Camponotus aethiops, Lasius fuliginosus, L. alienus, L. flavus, Formica bruni, F. gagates.*

Insgesamt wurden nur etwa 30 Einzelversuche angesetzt, die aber trotzdem zeigten, daß die Verhaltenselemente des Tastens und Trillerns der Ameisen bei allen Arten in qualitativ gleicher Weise wie beim Raupenbesuch auftraten. Saugen oder Mundanpressen habe ich nicht gesehen. Beißen kam öfters vor, doch führte es in keinem Fall zu einer Verwundung der Puppe; ihre starke Cuticula und ihre runde Gestalt, die wenige Angriffspunkte bietet, schützen sie wirksam.

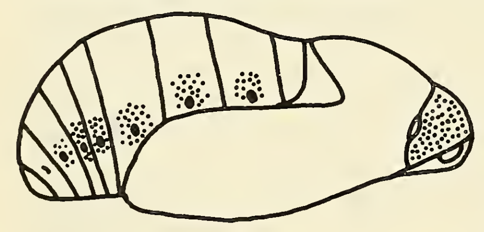


Abb. 23. Schematische Seitenansicht einer Lycaenidenpuppe. Punktiert sind Stellen der Anhäufung von Porenkuppeln und der Konzentration des Trillerns der Ameisen

Das Trillern kam bei allen untersuchten Puppen weitaus um häufigsten lateral am Abdomen und dorsal am 1. Thorakalsegment vor (Abb. 23).

3.2 Anatomie und Histologie der speziellen Organe der Lycaenidenpuppen.

Da das Verhalten der Ameisen gegenüber Puppen dem gegenüber den Raupen gleicht,

müssen die Puppen analog dazu ebenfalls über „myrmekophile" Organe verfügen. Solche sind zwar früher öfters vermutet (vgl. Hinton 1951: 129), doch nie mit Sicherheit beschrieben worden. Manche Autoren wollen Öffnungen von Drüsenorganen ähnlich wie bei den Newcomerschen Drüsen der Raupen gesehen haben, doch muß man diese Beschreibungen anzweifeln. Sie gehen offenbar auf die Beobachtung von narbenartigen Querfurchen am Dorsalteil des 7. Abdominalsegments zurück, wie sie bei verschiedenen Arten, z.B. *Iolana iolas, Polyommatus damon, P. coridon, P. bellargus* und anderen, vorhanden sind. Diese Narben sind zwar als Rudimente solcher Organe anzusehen, doch ist noch keine Art bekannt geworden, bei der diese Organe funktionieren. Hingegen beschreibt Ross (1964) drüsige Organe nach Serienschnitten von *Anatole rossi,* geht aber nicht auf ihre Histologie ein.

Meine Untersuchungen ergaben, daß die bei den Raupen gefundenen Porenkuppel-Organe in gleicher Form auch bei den Puppen der Lycaeniden vorhanden sind. Sie unter-

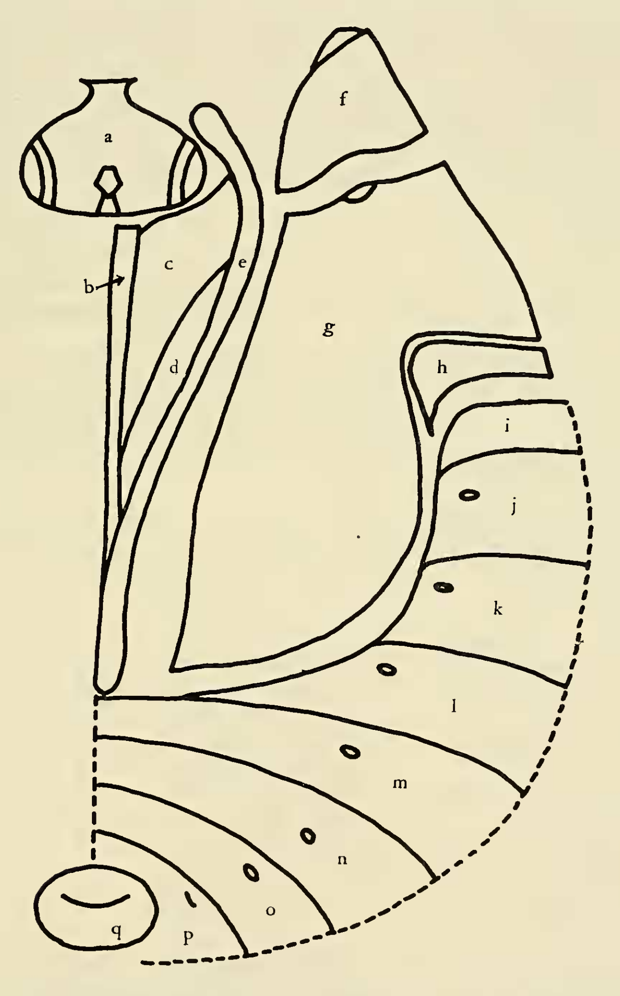


Abb. 24. Ausgebreitete Sklerite der Puppenexuvie zur Erklärung der Tabelle 6

scheiden sich von denen der Raupen nur dadurch, daß die Porenplatte in der Regel nicht auf einem Sockel sitzt, sondern in der Höhe der Außenfläche in die hier stark sklerotisierte Exocuticula eingelassen ist (Abb. 8). Auch die Ontogenie der Puppen-Porenkuppeln ist wie bei den Raupen, wie an Schnitten von Präpuppen zu sehen ist. Trichogenzellen mit verzweigten Sekretkanälchen habe ich bei *Thecla betulae* und *Strymonidia spini* gesehen. Die Arten, bei denen ich diese Organe gefunden habe, sind in Tabelle 3 angeführt. Die Porenplatten von *Phasis thero* und *Feniseca tarquinius* lassen bei lichtmikroskopischer Betrachtung nur mit Mühe die Poren erkennen, weshalb hier neue Untersuchungen mit verfeinerter Methodik nötig sind. *Nemeobius lucina* hat keine Porenkuppeln, wohl aber zahlreiche Linsenhaare wie die Raupe. — Wie es nach den Befunden bei den Raupen zu erwarten war, tragen die Körperteile der Puppe, die die stärkste Aufmerksamkeit der Ameisen erregen, auch Anhäufungen von Porenkuppeln. Ihr Verteilungsmuster, das bei allen untersuchten Arten gleich ist, gibt Tabelle 6 und Abb. 23 wieder. Wie bei den Raupen ist eine Zählung nur an der auf einem Objektträger montierten, mazerierten Cuticula zuverlässig. Bei der Aufsichtbetrachtung intakter Puppen können die Linsenhaare und ähnliche Gebilde zu abweichenden Zahlen führen. Die Variabilität in der Zahl der Organe schwankt in ähnlichen Grenzen wie bei den Raupen, doch ist das Zahlenverhältnis auf den Teilen der Oberfläche innerhalb einer Art ebenfalls ziemlich konstant.

4. Untersuchungen über den Aufenthalt von Lycaenidenraupen und -puppen in Ameisennestern.

Die sehr engen Beziehungen einzelner Lycaeniden, deren Raupen und Puppen in Ameisennestern leben, sind besonders in der Populärliteratur so verallgemeinert worden, als wären solche Beziehungen bei Lycaenidenraupen die Regel. Das ist jedoch unrichtig.

Tabelle 6. Verteilung der Porenkuppeln über die Oberfläche der Puppen.

	a	c	d	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q
Quercusia quercus (+ *Thecla betulae*)	1	1	1	16	4	2	1	9	12	16	11	13	5	1	1
Strymonidia ilicis (+ *S. spini*, *S.w-album*, *S. acaciae*, *Strymon acis*)	1	+	+	40	1	1	1	14	18	22	19	15	5	2	2
Callophrys rubi (+ *C. avis*, *Thecla palegon*, *Laeosopis roboris*)	+	+	+	8	1	1	1	6	5	4	3	6	3	2	2
Lycaena helle (+ *L. phlaeas*)	+	+	+	13	+	+	+	7	9	9	8	8	9	3	1
Lycaena dispar	1	1	+	32	2	2	2	16	19	16	11	11	12	3	1
Lycaena virgaureae (+ *L. alciphron*, *L. thersamon*, *L. tityrus*)	1	1	1	100	9	5	8	28	40	43	46	52	28	4	3
Cupido minimus (+ *Everes argiades*, *Iolana iolas*)	1	1	1	19	1	1	+	5	6	7	8	6	3	2	1
Maculinea alcon (+ *M. teleius*)	+	+	+	3	+	+	+	+	1	1	1	2	+	+	+
Agriades glandon	1	+	+	16	2	2	1	3	5	5	6	6	5	2	1
Polyommatus damon (+ *P. daphnis*, *P. coridon*, *P. bellargus*)	2	1	1	28	1	1	1	10	13	15	21	11	2	1	2
Polyommatus argester (+*P. icarus*, *Aricia agestis*, *Plebejus argus*, *Cyaniris semiargus*)	1	1	1	15	1	1	1	8	8	10	11	8	3	1	2
Polyommatus thersites	1	+	+	7	1	1	+	2	3	4	3	3	2	1	1

Die Bedeutung der Buchstaben a—q geht aus Abb. 24 hervor. Von einer Gruppe ähnlicher Arten ist nur je eine angeführt, die weiteren ausgezählten sind in Klammer dazugesetzt. Die Originalzahlen sind auf- oder abgerundet und je eine Null ist weggelassen. Für Zahlen unter 5 steht +. An den Teilen b und e wurden keine Porenkuppeln gefunden.

Unter den mehreren hundert Arten, von deren Lebensweise etwas bekannt ist, leben nur etwa zehn streng abhängig in den Nestern der Wirtsameisen: die paläarktischen *Maculinea*-Arten nach Elfferich (1963a), Hinton (1951) und Iwase (1953), die indoaustralische *Liphyra brassolis* Westw. nach Chapman (1902), die afrikanischen *Euliphyra mirifica* Holl. nach Lamborn (1914) und *Lachnocnema bibulus* F. nach Cripps und Jackson (1940) sowie die japanischen *Niphanda fusca* Brem.-Grey und *Spindasis takanonis* Mats. nach Iwase (1953, 1955). Gelegentlich werden auch Puppen anderer Arten in Ameisennestern gefunden. Die Raupen solcher Arten leben aber frei und sind von Ameisen nicht abhängig.

4.1 Möglichkeiten der Raupen, in Ameisennester zu gelangen.

Entgegen verschiedenen Literaturmeldungen ist noch in keinem Fall überzeugend dargetan worden, daß Lycaenidenraupen die Nester der Wirtsameisen aktiv zu finden vermögen. Wenn es sich um Arten wie *Plebejus idas* (Malicky 1961, Thomann 1901) oder *Tarucus theophrastus* F. (De Nicéville 1888) handelt, so suchen sie irgend einen passenden Schlupfwinkel zur vorübergehenden Ruhe oder zur Verpuppung. Dabei ist es nicht zu vermeiden, daß sie gelegentlich in ein Ameisennest geraten, das zufällig auf ihrem Wege liegt. Während dieser Wanderung begleiten die Ameisen in der Regel die Raupe. Daß sie ihr den Weg wiesen oder sie in eine bestimmte Richtung trieben, ist eine unhaltbare Vermenschlichung. In allen genauer untersuchten Fällen gelangen die Raupen passiv ins Nest der Wirtsameise.

4.11 Tragen von Raupen durch Ameisen.

Ein Verhalten, das in meinen Versuchen mit Ausnahme von *Maculinea alcon* nur selten und zufällig zu sehen war, ist das Tragen von Raupen. Dabei nimmt die Ameise die Raupe mit den Mandibeln irgendwo um die Mitte, hebt sie hoch und läuft mit ihr weg. Häufig kam es vor, daß sie die Raupe schon nach kurzer Strecke wieder fallen ließ.

Tabelle 7. Zusammenstellung aller in den Versuchen beobachteten Fälle von Trageverhalten.

Raupe, Länge in mm		Ameise, Länge in mm		Verhältnis der Längen Ameise: Raupe
Thecla betulae	10	*Camponotus ligniperda*	10	1
Strymonidia spini	3	*Tetramorium caespitum*	3	1
,,	3	*Formica bruni*	6	0,5
Cupido minimus	5	*Myrmica laevinodis*	5	1
Scolitantides orion	9	*Camponotus cruentatus*	10	0,9
Philotes vicrama	2	*Tapinoma erraticum*	3	0,7
Maculinea alcon	3	*Myrmica laevinodis*	5	0,6
,,	3	*Cremastogaster scutellaris*	5	0,6
,,	3	*Dolichoderus 4-punctatus*	4	0,8
,,	3	*Tapinoma erraticum*	3	1
,,	3	*Lasius flavus*	4	0,8
,,	3	*Formica truncorum*	7	0,4
Plebejus argus	9	*Camponotus vagus*	11	0,8
,,	3	*Lasius flavus*	4	0,8
,,	6	*Formica rufa*	7	0,8
Polyommatus icarius	8	*Camponotus vagus*	11	0,7

In anderen Fällen trug sie die Raupe in einen Nesteingang. Mit Ausnahme der *Maculinea*-Arten gehen diese Raupen aber im Ameisennest zugrunde.

Das Tragen ist wohl zu unterscheiden vom Eintragen der Beute, wie z.B. beim Heimschaffen verletzter oder getöteter Raupen durch *Formica sanguinea*. Das Tragen im Sinne dieses Kapitels ist daran zu erkennen, daß es nie mit Aggression gegenüber der getragenen Raupe verbunden ist.

Die Richtung, in die die Raupe getragen wird, ist für den Vorgang belanglos. In Freilandversuchen kam es auch vor, daß Ameisen die Versuchsraupen vom Nesthügel wegschafften und außerhalb niederlegten.

Das Tragen von Raupen ist wiederholt bei *Maculinea*-Raupen beschrieben worden. Aber auch sonst finden sich gelegentlich einzelne Nachrichten darüber, so bei Cripps und Jackson (1940) über *Lachnocnema bibulus* oder bei Dadd (1909) über *Cupido minimus*. Manche vermeintliche Vernichtung schädlicher Raupen (Wellenstein 1954, Schwenke 1957) mag ein einfaches Tragen sein, und die Raupe hat Chancen, sich weiter zu entwickeln.

Frohawk (1916) beschreibt, wie das Aufheben und Tragen bei der Ameise (*Myrmica* sp.) ausgelöst wird, wenn sie eine *Maculinea arion*-Raupe vor sich hat. Nachdem sie eine Zeitlang an der Newcomerschen Drüse der Raupe gesaugt hat, kontrahiert diese plötzlich ihre Thorakalsegment und bekommt dadurch einen Buckel. Das sei das Signal für die *Myrmica,* die Raupe bei diesem Buckel zu fassen und ins Nest zu schleppen. Der Autor fügt zwei Zeichnungen über den Vorgang bei, die in mehrere andere Publikationen übernommen worden sind. Ich muß aber feststellen, daß ich ein solches „Buckelmachen" weder bei *M. arion* noch bei *M. alcon* gesehen habe, daß es ferner auch sonst niemand mehr gesehen hat, soweit ich die Literatur kenne, und daß der Auslöser für das Tragen offensichtlich ein anderer ist.

Wie die Tabelle 7 zeigt, lag in meinen Versuchen beim Tragen das Größenverhältnis der Raupe zur Ameise fast immer etwas unter 1, wobei die absolute Größe der Partner belanglos war. Gemeinsam sind allen diesen Raupen auch die längliche Gestalt, die langsamen Bewegungen und ihre weiche, plastische Konsistenz. Als Teil der Schlüsselreizkombination dürfen wir also annehmen: Ein längliches, weiches, sich langsam bewegendes Objekt, das etwas kleiner als die Ameise ist. Unter dieses Schema fällt auch die Brut der Ameisen. Es ist aber nicht anzunehmen, daß das Auslöseschema rein mechanisch-motorisch wäre, denn dann müßten die Ameisen auch sonstige Objekte dieser Beschaffenheit tragen. Da das nicht der Fall ist und höchstens in abgewandelter Form im Eintragen von Baumaterial bei *Formica*-Arten wiederkehrt, muß ein zusätzlicher chemischer Faktor vermutet werden, der im Sekret der Porenkuppeln zu suchen ist. Das ist umso wahrscheinlicher, als gerade die obligat ins Nest gelangenden *Maculinea*-Raupen eine viel höhere Dichte von Porenkuppeln haben als andere. Für den chemischen Faktor sprechen auch die Ergebnisse von Hölldobler (1967) an *Staphyliniden*larven.

4.2 Physiologie und Verhalten der Raupen im Ameisennest.

Mit dem Einwandern ins Ameisennest ändert sich gezwungenermaßen die Ernährungsweise der Raupen. Dit *Maculinea*-Raupen sind vorher phytophag, fressen aber nachher die Ameisenbrut und lassen sich von den Adulten füttern. *Lachnocnema bibulus* ernährt sich nach Jackson (1937) vorher von den Ausscheidungen freilebender Jassiden und Membraciden oder, Clark (1940) zufolge, von diesen selbst. *Niphanda fusca* frißt nach Iwase (1953) zuerst Ausscheidungen von freilebenden Aphiden. Lycaenidenraupen neigen im Vergleich zu anderen Lepidopterenraupen besonders stark zur

Karnivorie. Diese kann sich, besonders unter unzweckmäßigen Zuchtbedingungen, als fakultativer Kannibalismus äußern (Dethier 1937) und ist von etwa 20 Lycaeniden- und etwa 30 anderen Lepidopterenarten, die sich räuberisch von Homopteren ernähren, als obligat bekannt (Ayyar 1929, Balduf 1931, Brues 1936, Clark und Dikson 1960, Clausen 1962, Hinton 1951, Viette 1957). Die physiologischen Grundlagen dieser Ernährungsweise bei Lycaenidenraupen sind nicht bekannt. Von den Homopterenfressern kennt man verschiedene besondere Verhaltensweisen, die ihnen das Erbeuten der flüchtigen Auchenorrhyncha erleichtern (*Lachnocnema bibulus:* Clark 1940, *Megalopalpus zymna:* Lamborn 1914, *Aslauga purpurascens:* Jackson 1937).

Zwei Verhaltensweisen der Raupen sind für den Nahrungserwerb im Ameisennest wichtig: das Festhalten erbeuteter Ameisenlarven oder -puppen und das „Betteln".

Übereinstimmend wird berichtet, daß die *Maculinea*-Raupen die Ameisenlarven oder -puppen ventral zwischen Kopf und Thorax einklemmen und so verzehren. Diese Stellung mit eingebogenem Kopf ist sehr charakteristisch, doch ist es nicht notwendig, dafür ein eigenes Verhaltenselement zu verlangen. Auch sonst fressen die Raupen mit nach unten gedrückten Kopf. Da die *Maculinea*-Raupen im letzten Stadium ziemlich unbeweglich sind, können sie die Beute weder direkt halten noch zwischen Körper und Unterlage einklemmen, wozu die Abdominalbeine sich festkrallen müßten, und daher können sie das zum Festhalten der Objekte nötige Widerlager nur erstellen, wenn sie den Kopf so lange ventralwärts dagegen drücken, bis er auf Widerstand stößt. Die *Lachnocnema*-Raupen hingegen haben genügend lange Vorderbeine zum Festhalten der Beute und krümmen sich daher nicht so ein.

Das Fressen der Ameisenbrut ist bei *Maculinea arion* durch Chapman (1916, 1916a), bei *M. teleius* durch Elfferich (1963), Iwase (1953), Van Schepdael (1958), bei *M. arionides* durch Iwase (1953) und *M. alcon* durch Chapman (1918), Diehl (1930), Elfferich (1963a) und Selzer (1920) verbürgt und von Elfferich (1963a) bei *M. alcon* auch fotografisch dargestellt worden. Ich habe es bei *M. alcon* mehrmals gesehen und im Darm dieser Raupen Überreste der Cuticula von Ameisenlarven gefunden. Nach Dodd (1902) ernährt sich die Raupe von *Liphyra brassolis* wahrscheinlich auch von Ameisenbrut. Die Ernährung der *Maculinea*-Arten mit Ameisenbrut ist obligat, wie die in den zitierten Arbeiten beschriebenen Zuchtversuche bewiesen haben. Das schließt aber nicht aus, daß die spezielle Qualität dieses Futters sekundäre, die Sozialbiologie der *Myrmica*-Staaten eher primäre Bedeutung für eine ungestörte Entwicklung haben könnte. Experimente liegen darüber nicht vor. Elfferich (1963a) berichtet immerhin, daß die Raupen von *M. alcon* längere Zeit auch in Nestern ohne Brut leben und sich sogar zum Falter entwickeln können, woraus folgt, daß die direkte Fütterung durch die Adulten dazu ausreicht. Allerdings ist eine Durchzucht vom Ende des phytophagen Stadiums bis zur Verpuppung in brutfreien *Myrmica*-Nestern noch nicht gelungen.

Die Raupen von *Euliphyra mirifica, Lachnocnema bibulus, Niphanda fusca, Spindasis takanonis* und *Maculinea alcon* (wohl auch die der anderen vier Arten) werden von adulten Ameisen oral gefüttert. Für die Ameisen bedeutet dieses Füttern keine Anpassung an die Raupen, sondern es ist normaler Bestandteil ihrer Trophallaxis. Die Raupen haben jedoch im Zusammenhang damit die neue Verhaltensweise der „Bettelns" entwickelt, die von den anderen Arten nicht bekannt ist. Sie besteht aus dem Zurückbiegen und Hochheben des vordersten Körperteiles, so daß der Kopf mit der Mundöffnung nach oben gerichtet ist. Diese Verhaltensweise ist in gleicher Form bei *Euliphyra mirifica* (Lamborn 1914), *Niphanda fusca* (Iwase 1955, mit Abbildung !), und *Maculinea alcon* (Elfferich 1963a, mit Abbildung !) vorhanden. Ich habe sie wiederholt bei der letztgenannten Art gesehen. Bei *Lachnocnema bibulus* kommt nach Cripps und Jackson

(1940) noch ein rasches Trillern der bei dieser Art stark verlängerten Thorakalbeine dazu. Diese Bewegung löst bei Ameisen Füttern der bettelnden Raupe aus. Sie kommt primär bei den Larven der Ameisen vor, wie Le Masne (1951) und Elfferich (1963a) hervorheben. Die Raupen kopieren also ein intraspezifisches Signal und gelangen dadurch zu ihrer Nahrung. Auch andere Ameisengäste, wie Käfer, Grillen, Lepismatiden, Proctotrupiden, Dipteren u.a. zeigen nach Escherich (1906), Gösswald (1954—55), Goetsch (1940), Le Masne und Torossian (1965) und Wheeler (1910) dieses Bettelverhalten an Ameisen, verschiedene Dipteren nach Herzig (1938) an Blattläusen.

4.3 Das Verhalten von Ameisen gegenüber Lycaenidenraupen im Nest.

Sobald die Raupe von *Maculinea alcon* sich im Ameisennest befindet, liegt sie in mitten der Wirtsbrut und wird so wie diese von den Adulten gelegentlich betrillert und häufig gefüttert. Manchmal saugen Ameisen auch an der Newcomerschen Drüse. In einem Fall habe ich gesehen, wie eine Raupe einen flüssigen, weißlich-trüben Tropfen am Leibesende abgegeben hat, den sie einige Sekunden lang mit hochgehobenen Abdomen emporhielt, bis eine Ameise den Tropfen absaugte. Ob der Tropfen aus dem Darm oder vielleicht aus den Malpighischen Gefäßen stammte, konnte ich nicht entscheiden; keinesfalls kam er aus der Newcomerschen Drüse. Ob eine solche proctodeale Trophallaxis gesetzmäßig ist, weiß ich nicht; es gibt keine weiteren Beobachtungen dieser Art.

Abgestorbene Raupen werden von den Ameisen zum Abfall getragen. Weitere Einzelheiten berichtet Elfferich (1963a). Die Raupen verpuppen sich im Ameisennest, und der schlüpfende Falter kann in der Regel unbehelligt das Nest verlassen.

Sonstige besondere Verhaltensweisen gegenüber im Nest befindlichen Lycaenidenraupen zeigen Ameisen anscheinend nicht.

Daß die Raupen von *Maculinea alcon* oder der anderen *Maculinea*-Arten durch intensives Betteln eine ernsthafte Futterkonkurrenz für die Ameisenbrut wären, ist nicht bekannt und angesichts der geringen Zahl solcher Larven in *Myrmica*-Nestern auch nicht anzunehmen. Doch ist dies bei den Larven verschiedener Staphyliniden nach Hölldobler (1967) wohl der Fall.

Über das Verhalten der Wirtsameisen gegenüber den anderen genannten in den Nestern lebenden Lycaenidenraupen ist, abgesehen vom Füttern, nichts Genaues bekannt.

4.4. Anpassungen im Bau der Raupen.

Im Gegensatz zu anderen Lycaenidenraupen sind die Häutungen bei *Maculinea* spp. nicht gleichmäßig mit der Größenzunahme im Laufe der Entwicklung korreliert. Zwar stimmt die Zahl der Häutungen mit der anderer Arten überein (es sind nach Elfferich 1963a bei *M. alcon* deren vier), doch fallen ihre Termine sehr knapp hintereinander, und die Größenzunahme ist dabei minimal. Etwa zwei bis drei Wochen nach dem Schlüpfen aus dem Ei hat die Raupe die letzte Häutung vollendet und ist dann erst drei Millimeter lang. Nach Aufnahme ins *Myrmica*-Nest wächst sie rasch und kann zwei Wochen später schon 10 mm lang sein. Ihre volle Länge erreicht sie mit etwa 15 mm. Während dieses starken Wachstums häutet sie sich nicht mehr. Diese Diskrepanz zwischen Häutung und Wachstum der *Maculinea*-Raupen kann nur als Anpassung an die myrmekophile Lebensweise gedeutet werden. Wie aus der Tabelle 7 hervorgeht, werden zwar beliebige Lycaenidenraupen geeigneter Größe von Ameisen getragen, doch kommt das bei *Maculinea* weitaus am häufigsten vor. Diese Bevorzugung ist auf die größere Dichte der Porenkuppeln pro Flächeneinheit (vgl. Tab. 2c) bzw. auf die höhere

Konzentration ihres Sekrets zurückzuführen. Vermutlich ist es den Raupen aus entwicklungsmechanischen Gründen nicht möglich gewesen, in einem früheren Stadium so viele Porenkuppeln auszubilden, weshalb im Verlauf der Phylogenie die Häutungstermine vorverlegt wurden.

Wie es sich in dieser Hinsicht mit anderen Raupen verhält, die in Ameisennestern leben, ist nicht bekannt. Nach der Schilderung von Cripps und Jackson (1940) scheinen bei *Lachnocnema bibulus* die Häutungen unabhängig vom Eintrage-Stadium zu sein.

Die Raupe von *M. alcon* hat eine zusätzliche Anpassung an das Leben im Ameisennest. Sie ist nicht imstande, sich mittels ihrer Extremitäten gerichtet fortzubewegen. Sie kriecht sehr langsam und mühevoll mittels unkoordinierter Krümmungen des Körpers. Sie ist dadurch extrem von ihren Wirten abhängig und muß herumgetragen werden. Das ist eine Anpassung, die sich sicherlich erst im Gefolge der extremen Ameisenabhängigkeit entwickelt hat. Notwendig ist sie nicht, denn die gleich lebenden nächstverwandten *M. teleius* und *M. nausithous* bewegen sich ganz normal.

5 Untersuchungen über die Spezifität der Partnerschaft.

Bisher ist gezeigt worden, daß die Vergesellschaftung freilebender Lycaenidenraupen mit Ameisen auf einigen gegenseitig abgestimmten Bau- und Verhaltensmerkmalen beruht, die in gleicher Weise bei allen untersuchten Arten (ausgenommen einige Ameisen-

Tabelle 8. Freilandfunde europäischer Lycaenidenraupen mit Ameisenbesuch.

Lycaenide	Formicide	Zitat und Bemerkungen
Thecla betulae	—	Gösswald (1935)
„	—	Taylor (1915)
Strymonidia ilicis	*Camponotus aethiops*	Fiori (1957)
S. spini	„schwarzbraune Ameisenart"	Vorbrodt (1911: 106)
„	—	Osthelder (1925: 134): „regelmäßig von Ameisen begleitet"
S. w-album	—	Rangnow (1924): „häufiger mit Ameisen beschäftigt gefunden". Ob Determination richtig ?: „Das kleine Räupchen überwintert oben, kommt also nie in Ameisennester". Die Art überwintert als Ei !
Callophrys rubi	—	Pezold (1793) nach Hinton (1951)
Lycaena dispar	—	Zerny (1910), Rangnow (1924)
Cosmolyce boeticus	*Camponotus compressus, Prenolepis clandestina, Tapinoma melanocephalum*	De Nicéville (1888): in Indien beobachtet
„	„drei Arten"	Powell (1911a)
„	—	Roepke (1909/10): In Java von *Dolichoderus bituberculatus* nicht besucht
„	—	Jackson (1937): In Afrika keinen Besuch bemerkt, obwohl Ameisen in der Nähe
Tomares ballus	—	Zerny (1910): „nach Scudder myrmekophil"
„	„mittelgroße schwarze Ameisen"	Powell (1909)
Cupido minimus	—	Dadd (1909): „Raupen werden ins Nest geschleppt"
„	*Lasius alienus Plagiolepis vindobonensis, Formica rufibarbis*	neu
Cupido sebrus	cf. *Lasius* sp.,	Rehfous (1939)

Lycaenide	Formicide	Zitat und Bemerkungen
Cupido sebrus	„Ameisen mit rotem Thorax"	
„	—	Rehfous (1917): „immer von Ameisen verschiedener Arten besucht"
„	*Lasius alienus*	Rehfous (1954)
Scolitantides orion	—	Aigner-Abafi (1898)
„	*Camponotus vagus*, *Tapinoma erraticum*	Aigner-Abafi (1899)
„	„kleine rötliche Ameisen"	St. Quintin (1910)
„	„große und kleine Ameisen"	Srdinko (1912). Wohl *Camponotus* sp. ?
„	*Camponotus aethiops*	neu
Philotes baton	*Lasius alienus*	Rehfous (1954)
Iolana iolas	*Tapinoma erraticum*	Aigner-Abafi (1900)
„	„zwei Arten"	Powell (1911), (1911a)
Glaucopsyche alexis	vier Arten: *Formica nemoralis*, *Lasius* sp., *Formica* sp., „sehr kleine schwarze Ameisen"	Rehfous (1913)
„	„eine Myrmicine"	Rehfous (1913)
„	zwei *Formica* spp., *Lasius* sp., *Myrmica* sp.	Rehfous (1939)
„	*Formica pratensis*, *Lasius alienus*, *Tapinoma erraticum*, *Camponotus aethiops*, *Myrmica scabrinodis*,	Rehfous (1954)
„	*Formica fusca*	Kontuniemi (1945)
G. melanops	„mittelgroße schwarze Ameisen"	Powell (1909)
Maculinea arion	*Myrmica sabuleti*	Chapman (1916)
„	*Lasius flavus*	Frohawk (1906). Wohl Fehldetermination
„	„schwarzbraune, größere Ameisenart"	Hepp (1930). Ob Wirtsameise ?
„	*Myrmica laevinodis*	Gösswald (1932)
„	—	Hobert (1930)
M. alcon	*Myrmica* sp.	Powell (1920)
„	*M. laevinodis*	Selzer (1920)
M. teleius	*Myrmica ruginodis*	Powell (1920a)
„	*Myrmica* sp.	Iwase (1953)
„	*Myrmica scabrinodis*	neu
M. teleius und *M. nausithous*	*Formica fusca:* „kleine schwarzbraune Wiesenameise"	Winterstein (1927): vermutlich sowohl Fehldetermination der Ameise als auch falscher Wirt
Lycaenopsis argiolus	—	Walther (1917), Rehfous (1954), Iwase (1953) nach Tamura (1951)
„	„schwärzliche Ameisen"	Rehfous (1939)
„	*Camponotus japonicus* *Lasius niger*, *Lasius fuliginosus nipponensis*, *Formica truncorum yessoensis*	Ishimura (1938) in Japan gefunden
Freyeria trochylus	*Prenolepis* spp., *Pheidole quadrispinosa*	Hinton (1951) nach De Nicéville (1890), Bingham (1907) und Waterhouse (1932); Beobachtungen aus Übersee
Plebejus argus	*Lasius niger*	Aurivillius (1884). Ob *argus* oder *idas* ?
„	—	Rangnow (1924)

Lycaenide	Formicide	Zitat und Bemerkungen
Plebejus argus	—	D. . S (1785). Ist sicher *argus:* „rote Wärzgen"
„	—	Plötz (1865), Gillmer (1903): ob *argus* oder *idas* ? Futter *Calluna* !
„	*Lasius niger*	Elfferich (1963)
„	*Lasius alienus,*	neu
Plebejus idas	—	Hübner (1786/89). Abgebildete Raupen sind sicher *idas*
„	—	Freyer (1836). Unterscheidet davon eindeutig „*aegon*" (= *argus*)
„	—	Spuler (1908) nach Dannehl
„	—	Rehfous (1917): „*valesiaca*"
„	—	Rehfous (1954): „*calliopis*" und „*valesiaca*"
„	„kleine rote Ameisen"	Staudinger (1889): „*aegidion*" (= *P. idas haefelfingeri* Brt.)
„	*Formica cinerea*	Thomann (1901), Malicky (1961)
P. argyrognomon	*Myrmica scabrinodis*	Rehfous (1954): „*ligurica*"
„	*Lasius alienus*	neu, zwei Beobachtungen
Aricia agestis	—	Harrison (1905), Rehfous (1939)
„	*Lasius alienus*	Rehfous (1954)
Aricia artaxerxes	—	Harrison (1905)
Aricia chiron	—	Maslowscy (1923)
Polyommatus icarus	—	Rehfous (1954)
„	*Lasius alienus*	neu
P. thersites	„Ameisen mit rotem Thorax"	Rehfous (1939)
„	*Lasius alienus* *Myrmica scabrinodis*	Rehfous (1954)
P. bellargus	*Lasius niger*	Rayward (1906a)
„	zwei Arten	Powell (1911a)
„	„Ameisen mit rotem Thorax und kleine schwarze Ameisen"	Rehfous (1939)
„	*Tapinoma erraticum, Plagiolepis* cf. *pygmaea*	Rehfous (1954)
„	„kleine schwarze Ameisen"	Simes (1932)
„	„hellbräunliche, 5 mm lange Ameisen"	Lecharles (1955)
P. coridon	—	Zeller (1852), Gillmer (1903), Chapman (1910), Taylor (1915) Möbius (1917), Rehfous (1917)
„	*Lasius niger, Formica rufa*	Krodel (1904)
„	*Lasius flavus*	Rayward (1906)
„	„gelbe Ameisen"	Prideaux (1910)
„	*Lasius fuliginosus, L. flavus*	Lange (1919): ob Ameisen richtig determiniert ?
„	*Lasius alienus, Myrmica scabrinodis, Plagiolepis vindobonensis*	Rehfous (1954)
„	*Lasius alienus*	Sauter und De Bros (1959), neu
P. damon	—	Krodel (1904), Pezold (1793) nach Hinton (1951)
„	*Formica pratensis*	Rehfous (1954)

arten und einer einzigen Lycaenide, die die Vergesellschaftung nicht eingehen) anzutreffen sind. Freilandbefunde bestätigen eine wahllose Kombination aber nicht (Tab. 8). Kombinationen bestimmter Partner werden immer wieder angetroffen, und einige Ameisenarten werden besonders oft genannt. Andrerseits fehlen Freilandnachrichten von der Mehrzahl der Ameisenarten und auch von mehreren Lycaenidenarten, die den Laborbefunden nach zur einer Assozierung fähig sind.

Es ist daher zu untersuchen, worauf diese Ungleichmäßigkeit im Freiland beruht. Theoretisch sind folgende Möglichkeiten denkbar:

1. Die Ameise zeigt zwar Trillern und Saugen an Lycaenidenraupen, bleibt aber nicht lange bei einer zufällig gefundenen Raupe. Ameisenarten von geringer Stetigkeit des Verhaltens sind in Tabelle 1 genannt.
2. Die Raupe oder Puppe hat zwar Porenkuppeln, aber zu wenige oder zu schwach sezernierende, um Ameisen dauernd festhalten zu können.
3. Bestimmte Arten würden zwar eine Vergesellschaftung eingehen, treffen aber räumlich nicht auf einander.
4. Die Aktivitätsperiode der Ameise fällt nicht mit der Erscheinungszeit oder Aktivitätszeit der Raupe zusammen.

5.11 Der artverschiedene Grad der „Beliebtheit" von Lycaenidenraupen und -puppen bei Ameisen.

Eine statistische Auswertung der in dieser Arbeit erwähnten Einzelversuche, um den Grad der Anziehungskraft der Raupen auf Ameisen zu ermitteln, verbietet sich wegen der Uneinheitlichkeit des Materials und der zu großen Zahl verschiedener Arten. Hinweise können nur Versuche geben, bei denen verschiedene Raupen gleichzeitig an einheitlichem Ameisenmaterial geprüft wurden.

Ein Teil der Verhaltensversuche wurde mit mehreren Raupen gleichzeitig angestellt, d.h. es wurden gleichzeitig auf den selben von Ameisen bewohnten Blumentopf verschiedene Raupen gesetzt und das Verhalten der Ameisen notiert. Der Grad der Beliebtheit wurde geschätzt, indem in regelmäßigen Zeitabständen die Zahlen der bei den jeweiligen Raupen sitzenden Ameisen verglichen wurden. Die Kombination der Partner war dem Zufall überlassen. Ich verwendete alle Arten, die jeweils vorhanden waren, weshalb die Ergebnisse uneinheitlich sind und hier nicht detailliert wiedergegeben werden. An diesen Versuchen waren 23 Lycaeniden- und 21 Ameisenarten beteiligt.

Die Beliebtheit der Raupen kann artverschieden sein und hängt sicherlich von den individuellen physiologischen Zuständen sowohl der Ameisen als auch der Raupen ab. Signifikante Artunterschiede können daher nur in sehr umfangreichen Versuchen an einheitlichem Material ermittelt werden.

Die Raupen von *Plebejus argus, Scolitantides orion, Thecla betulae* und *Lycaena virgaureae* haben in vielen Fällen stärkeren Ameisenbesuch als die verglichenen Arten erhalten. Daraus könnte geschlossen werden, daß sie größere Mengen des Porenkuppel-Sekretes abgäben; die absolute Zahl der Porenkuppeln (Tabelle 2d) geht damit aber nicht parallel. *Callophrys rubi* wurde deutlich weniger besucht, was auch schon Powell (1909: 62) aufgefallen ist.

Auch bei den Puppen gibt es Unterschiede. Untersucht wurden 9 Puppen- und 6 Ameisenarten. Von mehreren Ameisenarten wurden die Puppen von *Quercusia quercus* den anderen eindeutig vorgezogen.

Auf qualitative Unterschiede gibt es nur ganz vage Hinweise. In einem Versuch an *Camponotus vagus* sah ich wiederholtes und lang andauerndes Trillern an einer Raupe von *Plebejus argus*. Unmittelbar daneben saßen Raupen von *Strymonidia spini* und *Polyommatus daphnis*, die von den selben Ameisen nur ganz kurz betastet, aber nicht weiter beachtet wurden. Offenbar war *argus* einerseits und *spini* und *daphnis* andrerseits für sie nicht dasselbe. — Bei sechs von sieben Versuchen zwischen *Tetramorium caespitum* und *Plebejus argus* wurden die Raupen anhaltend gebissen und gestochen. Da das an anderen Raupen bei dieser Ameise viel seltener geschah, besteht auch hier Verdacht auf qualitative Verschiedenheit der Spurenreizstoffe. — *Poecilmitis thysbe* wurde von *Formica bruni* anhaltend gebissen, ebenso *Phasis thero* von *Lasius niger* und *Myrmica scabrinodis*. Beide Arten werden in ihrer südafrikanischen Heimat von *Cremastogaster*-Arten besucht (Dickson 1947, Clark 1942), und an der *Phasis thero*-Raupe zeigte in meinen Versuchen nur *Cremastogaster scutellaris* komplettes Besuchsverhalten. Die Kombination *P. thysbe-C. scutellaris* unterblieb aus technischen Gründen.

5.12 „Beliebtheits"unterschiede zwischen gleichartigen Lycaenidenraupen verschiedenen Alters.

Es war wissenswert, ob der Besuch bei verschieden alten Raupen sich unterscheidet: einerseits könnten sich verschiedene Verhaltensweisen zeigen, andrerseits könnte die Intensität des Besuches verschieden sein. Mit 7 Lycaenidenraupen- und 9 Ameisenarten wurden daher Vergleichsversuche angestellt, indem zwei Raupen verschiedener Entwicklungsstadien gleichzeitig in geringem Abstand voneinander den Ameisen der Versuchskolonien dargeboten wurden. Zusammenfassend ist zu sagen, daß die größere Raupe die Ameisen jeweils stärker anzog als die kleine, was an der höheren Besucherzahl gemessen wurde. Das Verhalten selbst war, abgesehen von einer Ausnahme (Tragen: siehe Kap. 4.11) qualitativ gleich. Daraus läßt sich folgern, daß den jeweils größeren Raupen prinzipiell die gleichen auslösenden Faktoren zukommen, die aber bei ihnen in größerer Menge vorhanden sein und wirken müssen als bei den kleineren Raupen. Aus dieser Arbeit ist aber schon bekannt (Tabelle 2b, c), daß ältere Raupen mehr Porenkuppeln haben als junge.

5.2 Ameisenbesuch im Freiland an europäischen Lycaenidenraupen.

Obwohl die Tatsache, daß Lycaenidenraupen im Freiland von Ameisen besucht werden, ziemlich populär geworden ist, muß es erstaunen, von wie wenigen Arten exakte Angaben über die Ameisenarten vorliegen. Tabelle 8 enthält alle mir bekannten Literaturangaben über europäische Arten sowie meine eigenen Beobachtungen („neu"). Angaben aus Handbüchern und Referatartikeln habe ich nur aufgenommen, wenn das Originalzitat nicht auffindbar war.

Bis zum Abschluß dieser Arbeit wurde, wie aus Tabelle 8 hervorgeht, von 33 europäischen Arten Ameisenbesuch im Freiland bekannt, von denen bei nur 24 mindestens eine bestimmte Ameisenart genannt ist. Nur bei 51 Beobachtungen in Europa ist die Ameise bestimmt worden. Die Arten sind folgend oft genannt worden: *Lasius alienus* in 14 Fällen bei 10 Lycaenidenarten, *Tapinoma erraticum* 5/5, *Myrmica scabrinodis* 4/4, *Lasius niger* 4/3, *Camponotus aethiops* und *Formica fusca* je 3/3, *Lasius flavus* 3/2, *Plagiolepis vindobonensis, Formica pratensis, Myrmica laevinodis* je 2/2, *Formica cinerea* 2/1, und *Myrmica ruginodis, M. sabuleti, Camponotus vagus, Plagiolepis* cf. *pygmaea, Lasius fuliginosus, Formica rufa, F. rufibarbis* je 1/1.

Diese Häufigkeiten entsprechen, selbst wenn man die wahrscheinlichen Fehldeterminationen nicht berücksichtigt, in erster Linie der Häufigkeit der Ameisenarten und in zweiter Linie ihrer Aktivität. Die bisher im Freiland angetroffenen Kombinationen sind aber trotzdem nur ein kleiner Bruchteil der nach dieser Arbeit theoretisch möglichen.

5.21 Zeitfaktoren.

Für das Zustandekommen einer Vergesellschaftung ist eine Übereinstimmung der Erscheinungs- bzw. Aktivitätsperioden nötig.

Was die jahreszeitliche Übereinstimmung betrifft, erstreckt sich die Freilandaktivität der meisten mitteleuropäischen Ameisen vor allem auf den Frühling und Frühsommer und nimmt im Hochsommer stark ab, ohne ganz zu erlöschen. Da die Raupen ausnahmslos in dieser Zeit leben, ist ein normaler Besuch im Freiland in Mitteleuropa bei keiner Kombination ausgeschlossen.

Eine wichtige Ausnahme gibt es aber: Die *Maculinea*-Raupen finden in ihrer kritischen Phase, in der sie von Ameisen in deren Nester getragen werden müssen, im August-September an vollaktiven Ameisen praktisch nur mehr *Myrmica*- und *Chthonolasius*-Arten vor, von denen die letzteren aber anscheinend nicht so oft im Freien herumlaufen. Die Freilandaktivität der anderen Ameisen ist zu dieser Zeit erheblich eingeschränkt (vgl. Malicky 1968).

Eine tageszeitliche Ausschließung ist in Mitteleuropa nicht anzunehmen. Zwar gibt es ausgesprochen tagaktive (*Tapinoma erraticum, Dolichoderus quadripunctatus, Liometopum microcephalum, Cremastogaster scutellaris, Cataglyphis* spp., *Formica* spp.) und nachtaktive (*Camponotus fallax, ?Chthonolasius* spp.) Ameisen sowie Raupen, die sich bei hellem Sonnenschein verstecken (*Polyommatus coridon*), doch werden solche Raupen auch in ihren Schlupfwinkeln aufgesucht.

5.22 Raumfaktoren.

Arten, die einander aus räumlichen Gründen nicht begegnen, können nicht zueinander in Beziehung treten. Die Möglichkeiten sind:

1. Die großräumige geographische Verbreitung stimmt nicht überein (z.B. Ausschließung borealer und mediterraner Arten),
2. Die großräumig-vertikale Verbreitung stimmt nicht überein (z.B. Ausschließung von hochalpinen und planaren Arten),
3. Die Autotope stimmen nicht überein (z.B. Ausschließung von Hochmoor- und Trockenrasenarten),
4. Die bevorzugten vertikalen Biotopschichten stimmen nicht überein.

Auf eine eingehende Darstellung der Verhältnisse bei den mitteleuropäischen Arten nach den Punkten 1 bis 3 sei hier aus Platzgründen verzichtet. Diesbezügliche Daten über Lycaeniden können den Werken von Beuret (1953-61), Vorbrodt (1911) und den Einzelarbeiten entnommen werden. Hinweise auf die Ameisen geben Eichhorn (1962, 1964), Gösswald (1932, 1951), Gösswald und Halberstadt (1961), Kutter (1961), Skwarra (1929).

5.221 Die Verteilung von Ameisen und Lycaenidenraupen auf vertikale Biotopschichten.

Die Freilandarbeit mit Barberfallen, Kätschern und Klopfen zeigte eine deutliche

Beschränkung vieler Ameisenarten auf bestimmte vertikale Schichten des Lebensraums, die in Tabelle 9 dargestellt ist. Die Dominanzwerte in der Tabelle beruhen auf dem gesamten, zusammengezählten, an sechs Hauptuntersuchungspunkten im östlichen Österreich gesammelten Ameisenmaterial. Zur Platzersparnis sei auf die Beschreibung der Orte verzichtet.

Die Ergebnisse sind zum Teil unerwartet gewesen. Unter den *Myrmica*-Arten wurde *laevinodis* öfters in der Baum- und Strauchschicht angetroffen, wenn sie auch absolut ziemlich selten ist, *ruginodis* seltener und die häufige *scabrinodis* nie. Das fand auch Brian (1955). Auffallend war auch die eindeutige Bescheidung von *Tetramorium caespitum* auf die Bodenoberfläche und ihr fast völliges Fehlen schon in der Krautschicht. — Die Angaben über die Lycaenidenraupen in Tabelle 10 stammen aus der Freilanderfahrung des Verfassers.

6. Diskussion.

Die Raupen der weitaus meisten Lycaeniden haben hochgradige, gezielte Anpassungen an eine Lebensweise mit Ameisen. Für das Umgekehrte haben wir allerdings keine Hinweise: nichts ist bekannt, was für eine Anpassung irgendwelcher Ameisen an den Besuch der Raupen sprechen würde — im Gegensatz zu den ökologischen Beziehungen der Ameisen zu Homopteren, wo die Anpassung in hohem Maße gegenseitig ist. Unter den Anpassungen der Lycaenidenraupen kann man zwei Gruppen unterscheiden: Vorkehrungen, die eine Aggression der Ameisen gezielt unschädlich machen, und Nachahmung von Signalen, die als auslösende Schlüsselreize in der Sozialbiologie der Ameisen von Bedeutung sind. Rasche, ruckartige Bewegungen, wie sie bei Raupen allgemein vorkommen, fehlen bei vielen der Lycaeniden. Solche Bewegungen lösen Angriffe der Ameisen aus, ihr Fehlen vermeidet das. Allfällige Bisse der Ameisen werden von der überaus dicken, zähen Cuticula der Raupen abgefangen, die zur Erhöhung dieser Wirkung außerdem in Falten gelegt ist. Diese Wulstkonstruktion ist nur gegen Bisse von Ameisenmandibeln wirksam. Alle anderen in Betracht kommenden räuberischen Arthropoden haben anderen Mandibelbau, gegen den die dicke Cuticula und die Beißwülste nicht schützen. Als Schutz gegen Ameisenangriffe würden diese beiden Vorkehrungen schon ausreichen, wie man an verschiedenen anderen Insekten sehen kann, deren Schutzeinrichtungen nicht weiter gehen. Die Lycaenidenraupen haben aber in ihrer Mehrzahl Vorkehrungen höherer Wirksamkeit getroffen. Fast ausnahmslos sind ihnen die Porenkuppeln gemeinsam, kleine Hautdrüsenorgane, deren Sekret das Trillern der Ameisen auslöst. Dieses Trillern ist wesentlicher Bestandteil der Trophallaxis und auch der Homopteren-Trophobiose der Ameisen. Ihm dürften ziemlich weite taktile und chemische Auslöser zugrunde liegen, die im einzelnen noch nicht analysiert sind. Falls sich herausstellen sollte, daß das Trillern und das Aggressionsverhalten der Ameisen einander nebengeordnete Verhaltensweisen sind, die nicht gleichzeitig ablaufen können, wäre dieser Mechanismus ein weiterer zum Abhalten der Ameisenangriffe. Die Porenkuppeln kommen in gleicher Ausprägung und Häufigkeit auch bei den Puppen der Lycaeniden vor, die bei Ameisen die gleichen Verhaltensweisen auslösen. Viele Lycaenidenraupen haben außerdem große Drüsenorgane, die sogenannten Newcomerschen Organe, von deren vermutlich zuckerhaltigem Sekret sich die Ameisen ernähren. Daß diese Organe aber nicht von grundlegender Bedeutung sind, beweisen die vielen Arten, die über dergleichen nicht verfügen und dennoch von den Ameisen gleich behandelt werden. Bei einigen Arten scheint die Reduk-

Tabelle 9. Dominanzwerte von Ameisen in Freilandaufnahmen in Promille Außerdem sind weitere Arten mit + bezeichnet, die nur direkt beobachtet wurden.

Arten	Boden und Bodenoberfläche	Krautschicht	Baum- und Strauchschicht
Ponera coarctata	0,2	—	—
Myrmica laevinodis	1,4	5	20
M. ruginodis	21	1	5
M. slovaca	28	34	—
M. schencki	37	5	—
M. scabrinodis	86	46	—
M. deplanata	2	—	—
Stenamma westwoodi	0,2	—	—
Aphaenogaster subterranea	0,2	—	—
Messor mutica	45	+	—
Myrmecina graminicola	10	—	—
Leptothorax spp.	9	22	35
Pheidole pallidula	+		
Tetramorium caespitum	210	3	—
Solenopsis fugax	2	—	—
Cremastogaster scutellaris	+	+	+
Tapinoma erraticum	93	157	40
Dolichoderus quadripunctatus			+
Liometopum microcephalum			+
Plagiolepis vindobonensis	85	141	40
Camponotus ligniperda	9	+	90
C. vagus	20	1	5
C. aethiops	8	30	10
C. lateralis	0,2	10	10
Colobopsis truncata			+
Lasius niger	23	131	95
L. fuliginosus			+
L. alienus	140	312	320
L. brunneus	1,7	—	—
L. emarginatus	1,5	7	35
L. flavus	12	1	—
L. umbratus	4	—	—
Prenolepis nitens			+
Formica sanguinea	61	5	50
F. rufa	1,2	—	15
F. pratensis	31	39	195
F. cinerea	+	+	
F. fusca	1,7	+	—
F. gagates	6	1	5
F. cunicularia	16	30	20
F. rufibarbis	17	19	10
Polyergus rufescens	+	—	—
Nicht identifiziert	96,7	—	—
	1000	1000	1000
Individuen	5234	1047	201

Tabelle 10. Aufenthalt europäischer Lycaenidenraupen in vertikalen Biotopschichten.

	Boden und Bodenoberfläche	Krautschicht	Baum- und Strauchschicht
Thecla betulae			+
Quercusia quercus			+
Strymonidia spp.			+
S. spini		+	+
Fixsenia pruni			+
Callophrys rubi		+	+
Lycaena spp.		+	
Lycaenopsis argiolus		+	+
Scolitantides orion		+	
Philotes spp.		+	
Iolana iolas			+
Glaucopsyche alexis		+	
Maculinea spp. jung		+	
„ letztes Stadium	+		
Everes spp.		+	
Cupido spp.		+	
Plebejus spp.		+	
P. argus	+	+	
Aricia spp.		+	
Polyommatus spp.		+	
P. coridon	+	+	

tion der Newcomerschen Drüsen eben im Fluß zu sein. Diese Organe sind aber trotzdem in Ameisen gezielt angepaßt, weil sich, abgesehen von Zufallsgästen (Thysanoptera nach Downey 1965) ausschließlich Ameisen daran zu schaffen machen. Den bei vielen Arten vorhandenen paarigen Tentakeln des 8. Abdominalsegments ist von manchen Autoren eine auf die Ameisen bezogene Signalfunktion zugeschrieben worden. Das kann ich nicht bestätigen. Ich habe weder eine spezifische Reaktion der Ameisen auf diese Tentakel oder ihre Bewegung noch ein Vorhandensein von Drüsenorganen in ihnen festgestellt. Ich halte sie eher für Rudimente von ehemals funktionierenden Organen. Solche Organe habe ich zwar bei meinem Objekten nicht gefunden, doch sind sie von einigen Ancylurinae und Hamearinae bekannt geworden.

Auch diese weitergehenden Anpassungen an die Ameisen halte ich nur für Methoden der Raupen, von Ameisenangriffen verschont zu werden. Als solche stehen sie nicht allein da: die Mehrzahl der Landinsekten dürfte irgendwelche Methoden entwickelt haben, die vor Ameisen schützen, wovon nur starke Behaarung oder Anfertigen von Gehäusen aus Fremdstoffen erwähnt werden mögen. Manche dieser Anpassungen wirken auch gegen andere räuberische Arthropoden, die der Lycaenidenraupen sind aber, soviel die vorliegenden Tatsachen nahelegen, ausschließlich auf Ameisen abgestimmt. Bisher galt eine andere Auffassung: man meinte, daß die Lycaenidenraupen mittels dieser Organe Ameisen herbeilockten, damit diese sie vor Parasiten schützen sollten. Diese Version hat zwar überaus weite Verbreitung gefunden, doch ist sie nie durch Untersuchungen untermauert, sondern nur theoretisch als Deutungsmöglichkeit geschaffen worden. Gegen sie sprechen folgende Punkte: Erstens ist nie nachgewiesen worden, daß eine Anwesenheit von Ameisen die Parasitierungsrate der Raupen statistisch senkt. Zweitens ist nicht bekannt, ob Ameisen überhaupt imstande sind, spezifische Raupenparasiten zu verjagen oder auch

nur wahrzunehmen. Drittens sind nur relativ wenige Arten der Lycaenidenraupen im Freiland dauernd von Ameisen begleitet. Die überwiegende Mehrzahl, die die geleichen Anpassungen hat, wird nur ganz sporadisch mit Ameisen zusammen angetroffen. Außerdem wird durch diese Hypothese nicht die Beschaffenheit der Raupencuticula und das Fehlen des Schlagreflexes erklärt.

Diese allgemeinen, an etwa 70 Lycaenidenarten erarbeiteten Feststellungen schließen nicht aus, daß in Einzelfällen eine viel weitergehende Anpassung an Ameisen stattfindet. Von den vielleicht 7000 Arten der Familie Lycaenidae liegen nach Downey (1961) erst von nur etwa 250 Angaben über eine Vergesellschaftung mit Ameisen vor.

Was die beteiligten Ameisen betrifft, ist ihre Vergesellschaftung mit Lycaenidenraupen durchaus unspezifisch. Eine scheinbare Spezifität der Partner im Freiland, an die man nach den bisherigen Literaturmeldungen denken müßte, hat sich im Laboratorium nicht bestätigen lassen. Sie hängt vielmehr von ökologische Faktoren ab, in erster Linie von der Abundanz und Frequenz der Partner und von der Übereinstimmung ihres zeitlichen und räumlichen Auftretens. Dazu kommt noch der Grad der Attraktivität der Raupen - bzw. Puppenart und der Grad der Agilität und Stetigkeit der Ameisenart, worüber wir aber vorläufig noch am Anfang unserer Kenntnisse stehen.

Es gibt aber doch Ameisenarten, die mit den Raupen keine engeren, nicht-aggressiven Beziehungen unterhalten. Von den untersuchten europäischen sind das Ernährungsspezialisten wie *Messor* spp. oder *Aphaenogaster subterranea* (vermutlich auch *Ponera coarctata* und *Myrmecina graminicola)* und Sozialparasiten wie *Polyergus rufescens.* Gemeinsam ist ihnen, daß sie keine Homopteren zur Honigtaugewinnung besuchen und ihre Trophallaxis nur in Ansätzen vorhanden oder reduziert ist. Demgemäß besteht Grund zur Annahme, daß in dem reichen Ameisenbestand der Tropen und Subtropen weitere solche Arten gefunden werden; viele der als „primitiv" angesehenen Unterfamilien, besonders die Dorylinae, könnten solche Arten enthalten. Dafür sprechen auch einzelne Freilandbeobachtungen. So stellte Ross (1966) fest, daß eine Raupenart von *Camponotus* sp. besucht, von *Ectatoma* sp. (Ponerinae) hingegen getötet wird. Soviel bisher bekannt ist, rekrutieren sich die gegenüber Lycaenidenraupen nicht aggressiven Ameisen ausschließlich aus den Unterfamilien Formicinae (= Camponotinae), Dolichoderinae und Myrmicinae: das sind dieselben, die in gegenseitigem Abhängigkeitsverhältnis zu Homopteren stehen, das auch auf ihre Evolution eingewirkt hat (vgl. Eisner und Brown 1958, Nixon 1952).

Einzelne Arten der Lycaeniden unterhalten wesentlich engere ökologische Beziehungen zu Ameisen. Am besten weiß man über jene Bescheid, die in Ameisennestern leben. Hier sind die Partnerschaften ziemlich spezifisch. So sind die *Maculinea*-Arten auf Ameisen der Gattung *Myrmica* angewiesen. Es muß aber besonders betont werden, daß das nur eine verschwindende Minderheit der Arten betrifft: bisher sind vier europäische und etwa fünf außereuropäische Arten mit solcher Lebensweise bekannt. Am besten untersucht sind davon die *Maculinea-Arten.* Sie gelangen passiv ins Ameisennest, indem sie sich von Arbeiterinnen tragen lassen. Um deren Trageverhalten auszulösen, entwickeln sie im kritischen Stadium eine besonders hohe Dichte von Porenkuppeln. Da ihnen das aus entwicklungsphysiologischen Gründen offenbar nicht anders möglich ist, verlegen sie ihre Häutungen zeitlich stark vor, ohne sie mit angemessenem Wachstum zu korrelieren. Ihre wesentliche Größenzunahme erfolgt erst nach dem Eindringen ins Ameisennest ohne weitere Häutung. Da Ameisen nur Objekte einer bestimmten relativen Größe ins Nest tragen, ist nicht nur der Häutungsrhythmus, sondern auch die Umstellung von der phytophagen zur karnivoren Lebensweise hochgradig an der Wirt angepaßt. Das geht

so weit daß zur kritischen Zeit, in der die Raupen ins Nest gelangen müssen, im Freiland so gut wie nur die *Myrmica*-Arten voll aktiv sind, da die Mehrzahl der Ameisen im Hochsommer verminderte Aktivität entfaltet oder die Nester überhaupt nicht verläßt. Bezüglich des Getragen- und späteren Gefüttertwerdens durch Ameisen kopieren diese Raupen die Signalreize der Ameisenlarven, so daß sie, grob anthropomorph ausgedrückt, von den adulten Ameisen für eigene Larven gehalten werden. Solche Lycaenidenarten sind natürlich von Ameisen abhängig, nicht aber die vielen anderen, von denen das in der Literatur (u.a. Balduf 1939, Hinton 1951) gelegentlich gemeint wird.

Wir stoßen immer wieder auf das weitverbreitete Phänomen der Signalkopien. Ich bevorzuge diesen Ausdruck gegenüber den gebräuchlichen, damit ziemlich identischen Begriffen „Signalfälschung" nach Wickler (1964), „Verhaltenskopien" nach Herzig (1938) und „Verhaltensmimikry" nach Wasmann aus sprachlichen Gründen. Das Wort Mimikry ist schon so sehr zerredet worden, daß man es im Dienste klarer Begriffsbestimmung besser nicht verwendet, und „Signalfälschung" scheint nicht ganz zuzutreffen, weil die Signale ja nicht gefälscht, sondern nachgeahmt werden.

Signalkopien im Zusammenhang mit Ameisen sind schon früh beschrieben worden. Maidl (1933) berichtet wörtlich: „Wasmann's Vorstellungen von den Mimikryformen gehen aber noch viel weiter, da er annimmt, daß gewisse, bei Heeresameisen lebende *Ecitomorpha*-Käferarten nicht bloß in ihrer Fühlerform, sondern in der Handhabung der Fühler ihre Wirte nachahmen. Es bedürfen eben nach Wasmann diese Tiere zur leichteren Täuschung ihrer mörderischen und äußerst feinfühligen Wirte außer einer täuschenden Gestalt auch noch der Möglichkeit eines täuschenden positiven Fühlerverkehrs. Sie müssen sich, um von ihren Wirten nicht aufgefressen zu werden, nicht bloß vermummen, sondern sich auch noch aktiv als Ecitoninen aufspielen." So hat schon Wasmann sein Postulat vom „untrüglichen Symphilie-Instinkt" selbst ad absurdum geführt, wenn ihm dabei auch nicht bewußt geworden sein mag, wie sehr der „Instinkt" getrogen werden kann.

Ob außerdem andere Typen engerer Vergesellschaftung von Lycaenidenraupen mit Ameisen existieren, ist derzeit noch ganz offen. Als Symbiose kann kein einziger bekannt gewordener Fall interpretiert werden. Gelegentlich wird auch über freilebende Arten berichtet, für die der dauernde Ameisenbesuch unbedingt notwendig sei, weil das von diesen Raupen im Überfluß produzierte Sekret der Newcomerschen Drüse einer fortwährenden Wegnahme bedürfe, weil es sonst durch bakterielle Zersetzung den Tod der Raupe herbeiführe. Als solche Arten nennt Hinton (1951) u.a. *Anthene nigeriae* Auriv. und *Aphnaeus hutchinsoni* Neave. Diese Angaben müssen überprüft werden, weil sie auch über europäische Arten (z.B. *Aricia agestis* von Harrison 1905) gemacht wurden, bei denen sie nach meinen und anderen Befunden nicht zutreffen. Am ehesten könnten sie bei Raupen mit zusätzlichen Drüsen ("dew patches") wie *Spindasis natalensis* Dbl. et Hew. und *Crudaria leroma* Wllgr., über die Clark und Dickson (1956) berichten, stimmen.

Es gibt einzelne Arten der Lycaenidenraupen, die, zum Teil unabhängig von Ameisenbeziehungen, karnivor leben oder sich von Honigtau ernähren. Einige davon bringen es sogar fertig, Zikaden zu fangen, z.B. *Megalopalpus zymna* D.H. nach Lamborn (1914), *Aslauga purpurascens* Holl. nach Jackson (1937) und *Lachnocnema bibulus* F. nach Clark (1940). Sie kopieren mit Vibrationen ihrer stark verlängerten Thorakalbeine das Trillern der Ameisen, die diese Insekten gewöhnlich besuchen, und hemmen dadurch deren Fluchtreaktion. Über den Mechanismus dieser Verhaltensweisen ist so gut wie nichts bekannt.

Der Verfasser ist nicht der Ansicht, daß in dieser Arbeit alles Wesentliche über die ökologischen Beziehungen zwischen Lycaenidenraupen und Ameisen schon gesagt ist. Weitere Erscheinungen harren der Deutung. So verfügen die meisten bisher darauf unter-

suchten Lycaenidenpuppen über Stridulationsorgane, deren biologische Bedeutung ganz unklar ist.

Zusätzlich zu den von Downey (1966, 1967) genannten 86 Arten fand ich die Stridulationsorgane noch bei: *Thecla betulae, Laeosopis roboris, „Thecla" palegon, Callophrys avis, Strymon acis, Lycaena alciphron, L. thersamon, L. helle, Polyommatus argester, P. daphnis, Nemeobius lucina.* Sie fehlen bei *Iolana iolas.*

Ob mit dem Stridulieren Parasiten vertrieben werden oder ob damit das Stridulieren der Ameisen kopiert werden soll, kann nur vermutet werden. Eine Prüfung der zweiten Möglichkeit schiene derzeit lohnender, da dem Stridulieren der Ameisen im Gegensatz zu früheren Auffassungen (Autrum 1936) nun doch biologische Bedeutung zukommen soll (Markl 1967).

Die Fortsetzung der Untersuchungen scheint mir in folgenden Punkten besonders wünschenswert:

1. Es sind weitere Arten eidonomisch und histologisch zu untersuchen. Verstärktes Augenmerk wäre auf Material aus dem indoaustralischen Raum, aus Afrika und aus Südamerika zu richten, wo am ehesten andere Typen gefunden werden können. Das Gleiche gilt für ethologische Untersuchungen, für die auch weitere Ameisenarten heranzuziehen wären. Reduktionsstadien von Organen und Verhaltensweisen sollen genauer untersucht werden.
2. Die Untersuchung der Organe und Strukturen ist, in erster Linie mit Hilfe ultraoptischer Methoden, zu verfeinern. Nur so kann man beispielweise über den Feinbau der Porenkuppeln bei *Feniseca, Phasis, Poecilmitis, Apodemia* usw. und dem der Linsenhaare bei *Nemeobius* mehr erfahren.
3. Die chemische Natur der Auslöser bestimmten Ameisenverhaltens muß noch eindeutig nachgewiesen werden, so wie es bei einigen Käferlarven schon geschehen ist.
4. Die Raupensekrete (Spurenreizstoffe der Porenkuppeln, Raupenhonig des Newcomerschen Organs) sind qualitativ zu untersuchen und mit den funktionell gleichwertigen Pheromonen der Ameisen zu vergleichen.
5. Der „Beliebtheitsgrad" der Raupen- und Puppenarten bei Ameisen ist exakt festzustellen.
6. Die Physiologie und Ökologie der abgeleiteten Assoziationen (vorerst des Verhältnisses *Maculinea-Myrmica*) ist aufzuklären.

7. Die Evolution der Anpassungen der Lycaeniden an den Ameisenbesuch.

Die phylogenetischen Betrachtungen können auf den Lycaenidenpartner beschränkt werden, weil bisher nichts dafür spricht, daß die Ameisen irgend eine Anpassung an den Besuch von Lycaenidenraupen entwickelt haben.

Obwohl die Literatur über myrmekophile Lycaenidenraupen recht umfangreich ist, enthält sie doch nur spärliche Information, die die Evolution der Anpassungen rekonstruieren ließe. Noch ist die Zahl der genauer untersuchten Arten gering, die sich noch dazu nur auf einen Teil der bekannten Unterfamilien, meist auf die am stärksten abgeleiteten, verteilen.

Nach der Literatur zu schließen, dürfte es sowohl unter den früher als Lycaenidae s.str. als auch unter den früher als Riodinidae getrennt aufgefaßten Gruppen Arten geben, deren Raupen keine ökologischen Beziehungen der speziellen Art zu Ameisen unterhalten. Sicher ist zumindest das Fehlen von Newcomerschen Drüsen bei einem Teil der Arten beider Gruppen. Ob die Porenkuppeln bei Arten der Lycaenidae s.str. fehlen, ist nicht bekannt. Andrerseits gibt es bei beiden großen Gruppen Arten, die enge Verhältnisse

mit Ameisen unterhalten. Da beide Gruppen zusammen zweifellos monophyletisch sind, was in ihrer jetzigen Zusammenfassung in eine Familie zum Ausdruck kommt, bleiben zwei Möglichkeiten: entweder sind die Organe, die auf Ameisen abgestimmt sind, innerhalb der Lycaenidae s.l. mehrfach unabhängig voneinander entstanden, oder sie sind monophyletisch.

Über das Vorkommen von Porenkuppeln sind wir sehr schlecht unterrichtet. Außer den Angaben in dieser Arbeit sind einige andere verwertbar, die sich aber nur auf nahe Verwandte der hier untersuchten Arten beziehen. *Nemeobius lucina* (Hamearinae) hat keine Porenkuppeln, hingegen kommen solche bei allen anderen hier untersuchten Arten vor. Ich vermute, daß sie monophyletisch aufgetreten sind und bei allen Arten beibehalten wurden. Eine Reduktion kommt mir unwahrscheinlich vor, da die Porenkuppeln die Grundlage für das nicht aggressive Verhalten der Ameisen sind und deshalb einen Selektionsvorteil bedeuten, der höchstens in Einzelfällen auf lange isoliert gewesenen,

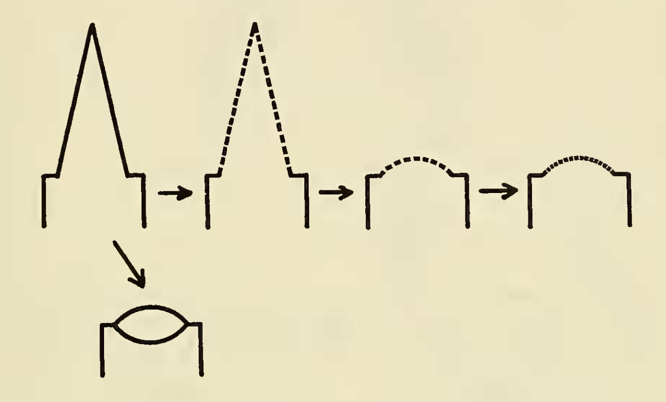


Abb. 25. Mutmaßliche Phylogenie der Porenkuppeln. Von links: normales Haar, sezernierendes Haar (hypothetisch), Porenkuppel mit weiten Poren, Porenkuppel mit undeutlichen Poren (wie z.B. bei *Phasis thero*). Unten: Linsenhaar

ameisenfreien Inseln wegfallen würde. Diesen Gesichtspunkt könnte man z.B. an *Vaga blackburni* Tuely aus Hawaii nachprüfen, wo es nach Zimmerman (1958) nur neu eingeschleppte Ameisen gibt. Die besondere Ausbildung der Porenkuppeln muß als Endprodukt einer Entwicklung angesehen werden, an deren Ausgang normale Haare standen, die aber schon das wirksame Sekret abgaben (Abb. 25). Die endgültige Form der Porenkuppeln ist wohl erst nach ihrer chemischen Funktionstüchtigkeit entstanden. Eine Untersuchung von afrikanischen und indoaustralischen Lycaenidenraupen sollte zeigen, ob es bei den als ursprünglich angesehenen unter ihnen solche Vorstufen gibt. Die Verteilung der Porenkuppeln über die Oberfläche der Raupen sagt wahrscheinlich nur in niederen taxonomischen Kategorien etwas phylogenetisch Brauchbares aus, da keine allgemeinen Kriterien für die Leserichtung solcher Differenzierungen bestehen. So wäre eine diffuse Verteilung gegenüber lokalen Anhäufungen als ursprünglich anzusehen, aber gerade abgeleitete Arten (*Maculinea* spp., *Fixsenia pruni*) tendieren zur Auflösung von Anhäufungen. Andere vermutlich abgeleitete Arten (*Thecla betulae, Quercusia quercus, Lycaena* spp.) tendieren zur Anhäufung von Porenkuppeln an den Flanken der Raupe, aber gerade diese Anordnung gibt es bei den Erstraupen aller untersuchter Arten, die

demnach auch primär sein kann. Es ist aber zu erwarten, daß in der nächsten Zeit mehr Informationen über die Verteilung der Porenkuppeln vorliegen werden, weil ihre Überprüfung technisch keine Schwierigkeiten bereitet.

Es bliebe noch der Status der Linsenhaare zu besprechen, die in der Gestalt den Porenkuppeln ähnlich sind, sich von ihnen aber durch das Fehlen der Poren unterscheiden. Er müssen allerdings die Ergebnisse allfälliger elektronenoptischer Untersuchungen abgewartet werden, die Genaueres über Struktur und Bildung der Poren aussagen. Man könnte der Meinung sein, daß die Linsenhaare durch Reduktion der Poren aus funktionslos gewordenen Porenkuppeln entstanden sind. Dagegen spricht folgendes: Erstens wäre nicht einzusehen, warum die Raupen ein so vorzügliches Schutzmittel gegen Ameisen abbauen sollten; die Raupe von *Nemeobius lucina* kommt im Freiland nach wie vor mit Ameisen zusammen. Zweitens würde das Lagekriterium eine Homologie der Linsenhaare

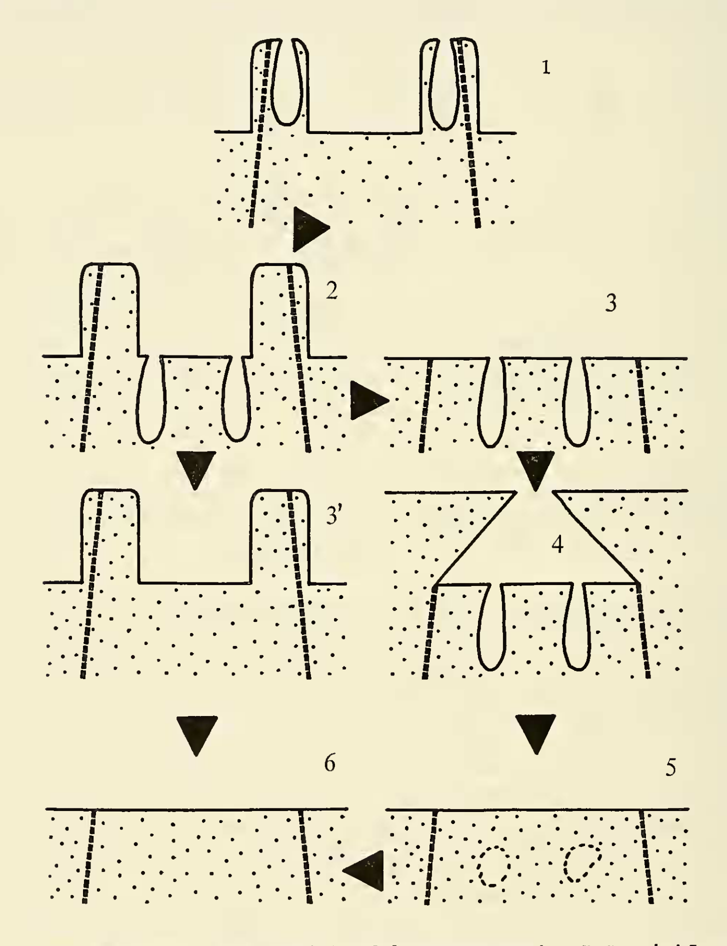


Abb. 26. Vermutliche Phylogenie der Tentakel und der Newcomerschen Drüsen bei Lycaenidenraupen, schematisch, mit Beispielen für das jeweilige Stadium. 1. Tentakel mit distaler Drüsenmündung (*Anatole*). 2. Drüsenmündung von der Tentakelspitze nach basal verlagert (hypothetisch). 3. Tentakel fehlen, paarige Drüsen münden getrennt (*Theope*). 3', Drüsen reduziert, Tentakel verbleiben (*Phasis*). 4. Drüsen münden in eine gemeinsame Falte: Newcomersches Organ. 5. Reduktion dieses Organs (*Strymonidia acaciae*). 6. Beide Organe reduziert (*Thecla, Lycaena*)

mit den normalen Haaren in höherem Grade wahrscheinlich machen als eine mit den Porenkuppeln: Entspricht die Verteilung der Linsenhaare dem allgemeinen Verteilungsmodus der Haare, so sind sie eher direkt von diesen abzuleiten. Das ist bei Raupe und Puppe von *Nemeobius lucina* der Fall, die keine Porenkuppeln haben, und es stimmt auch bei den anderen untersuchten Arten, die neben Porenkuppeln auch Linsenhaare haben. Würden die Linsenhaare aber Anhäufungen in ähnlichen Mustern zeigen wie die Porenkuppeln, dann könnte man sie als reduzierte Porenkuppeln ansehen. Einer solchen Verteilung folgen die entsprechenden Gebilde bei *Phasis thero, Poecilmitis thysbe, Feniseca tarquinius* und *Apodemia mormo,* die man also, auch wenn ihre Poren nicht erkennbar wären, als abgeleitete Porenkuppeln bezeichnen kann.

Über die größeren und schon länger bekannten Organe, die Tentakel und die Newcomerschen Drüsen, kann mehr gesagt werden. Es steht fest, daß diese Organe innerhalb der Familie nicht überall in gleicher Ausprägung vorhanden sind.

Ausstülpbare Organe sind von verschiedenen Körperstellen beschrieben worden. Gemeinsam ist ihnen allen die paarige Ausbildung. Möglicherweise sind sie untereinander homolog, wenn auch ihr Bau nicht überall gleich sein mag. Homolog sind sie ferner bestimmten Epidermisbezirken in Verbindung mit einem Transversalmuskel. Genaueres darüber kann nur ein Studium von Zwischenformen aussagen, da die Ontogenie dieser Tentakel wegen ihrer Merkmalsarmut kaum Aussagen hierüber zuläßt. Das vorhandene mitteleuropäische Material ist zu gleichförmig, und eventuelle Zwischenformen müßten in dem reichen Artenbestand der Tropen erst ausfindig gemacht werden. Viel wäre schon gewonnen, wenn über die Homologie der ausstülpbaren Organe, wie sie bei *Anatole, Hamearis, Theope* und *Nymphidium* beschrieben wurden (Ross 1966, Bourquin 1953, Bruch 1926, Guppy 1904), Klarheit bestünde. Ich glaube aber nicht, daß die Zahl der Typen der verschiedenen angepaßten Organe der Lycaenidenraupen wesentlich höher ist als die bisher bekannte, weshalb ich eine ganz hypothetische und vorläufige Homologisierung versuche. Die Newcomerschen Drüsen liegen bei allen darauf untersuchten Arten im 7. Abdominalsegment und haben dort die Ausführungsöffnung. Bei zwei südafrikanischen Arten (*Spindasis natalensis* und *Crudaria leroma*) haben Clark und Dickson (1956) weitere Ausführungsöffnungen auf weiteren Segmenten gefunden, bei denen aber über die darunter liegenden Drüsen nichts bekannt ist.

Generell kann man eine Vielzahl von Organen gegenüber der Einzahl als ursprünglich ansehen, ebenso eine segmentale Anordnung gegenüber einer lokalisierten. Wenn wir die ausstülpbaren und „Raupenhonig" sezernierenden Organe gemeinsam betrachten, können wir eine hypothetische Urform der Raupe konstruieren, die auf allen Segmenten je ein Paar ausstülpbarer Drüsenorgane hat. Von ihr können wir die verschiedenen bekannten Ausbildungsformen ableiten (Abb. 26). Einmal kann die Drüse die Verbindung mit dem ausstülpbaren Hautteil verlieren und sich eine nicht vorstülpbare Mündung zulegen, wodurch ein funktionslos gewordener Tentakel entsteht, der aus irgendwelchen Gründen weiter beibehalten wird. Mehrere Drüsen können ihre Mündungen zusammenlegen: es kann sich das auf jedem Segment liegende Paar einer medianen Mündung bedienen. Es können aber auch die Paare der hintereinander liegenden Segmente gemeinsame Mündungen bilden. So kann man die Vierzahl der Drüsenblasen im Newcomer-Organ der erwachsenen Raupen deuten. Die in jüngeren Metamorphosestadien anzutreffende Zweizahl würde einem früheren phylogenetischen Zustand entsprechen.

Von diesen hypothetischen Ausgangsformen kann man auch die eversiblen und

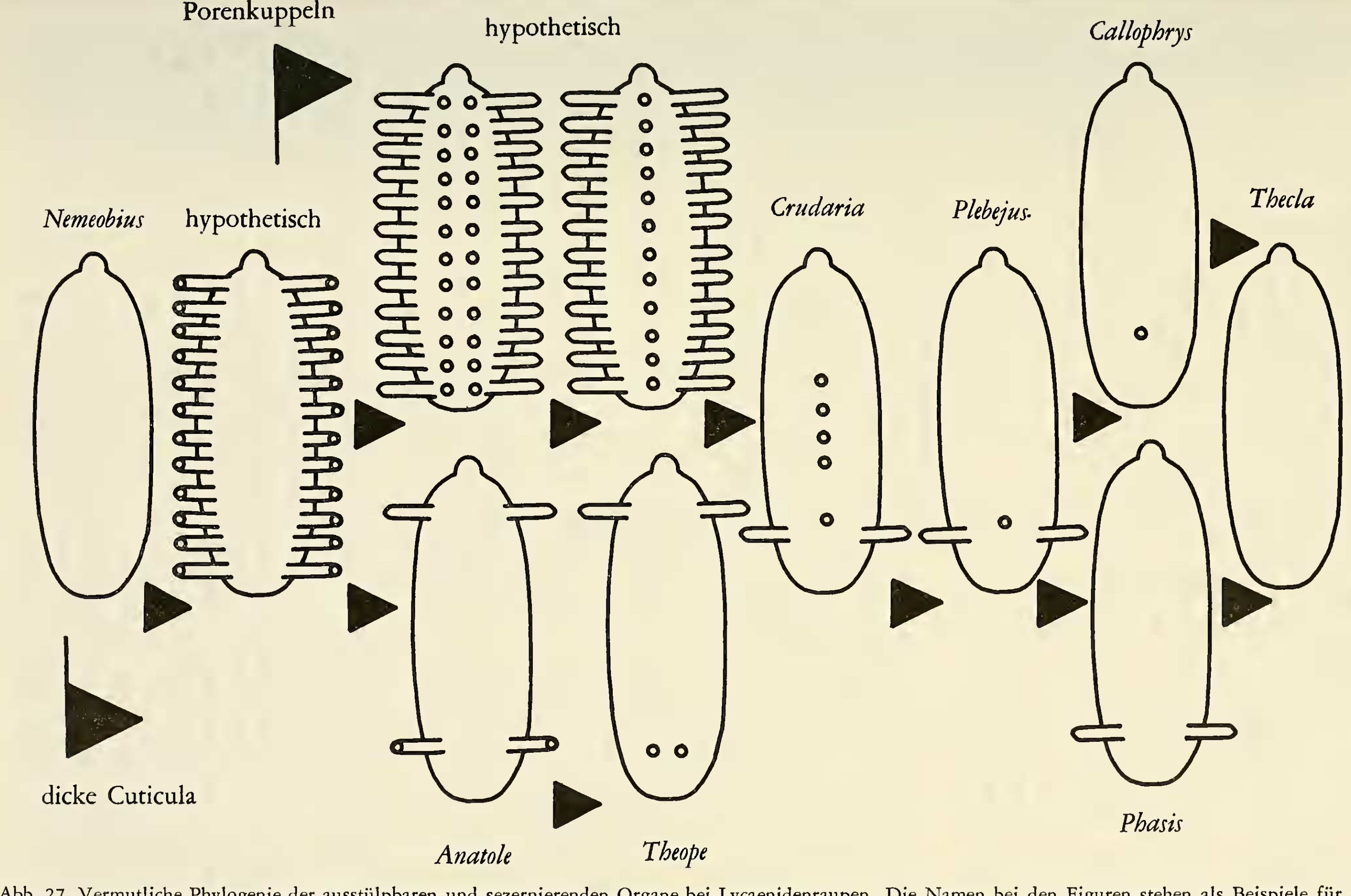


Abb. 27. Vermutliche Phylogenie der ausstülpbaren und sezernierenden Organe bei Lycaenidenraupen. Die Namen bei den Figuren stehen als Beispiele für die Ausprägungstypen und deuten keine Abstammung dieser Arten voneinander. A: ausstülpbares Organ mit Drüse; N: do. ohne Drüse; O: sezernierendes Organ

sezernierenden Organe der genannten Hamearinae ableiten (Abb. 27).

Ein weiterer Entwicklungsschritt wäre die totale Reduktion dieser Organe. Reduktionsphasen des Newcomerschen Drüsenorgans haben wir offenbar bei *Strymonidia acaciae, Strymon melinus* und *Fixsenia pruni* vor uns. Eine Reduktion der Tentakel hat zweifelsohne in vielen Fällen unabhängig voneinander stattgefunden, wie die Tabelle 3 nahelegt: in mehreren Unterfamilien können die Tentakel bei einander relativ nahe verwandten Arten, sogar innerhalb derselben Gattung, vorhanden sein oder fehlen. Man bleibt nur noch die Erklärung schuldig, warum diese aufwendigen Organe zuerst angelegt, später aber bis zum totalen Verschwinden reduziert worden sein sollen. Ich glaube, daß man diesen Vorgang im Zusammenhang mit dem Vorhandensein der Porenkuppeln sehen muß. Sowohl diese als auch die Raupenhonig sezernierenden Organe dienen der gleichen Funktion: die Aggression der Raupen zu verhindern. Dabei sind die Porenkuppeln aber wirksamer, wie die Verhaltensexperimente nahelegen. Es ist zu vermuten, daß die eversiblen, sezernierenden Organe phylogenetisch zuerst entwickelt, später aber, nachdem die wirksameren Porenkuppeln sich ausgebildet hatten, schrittweise reduziert wurden. Das Endprodukt dieser Entwicklung ist die Raupe, die nur mehr Porenkuppeln hat. Bei den Puppen der Lycaeniden scheint dieser Prozeß weiter vorgeschritten und bei mehr Arten als bei den Raupen schon abgeschlossen zu sein.

Ob die großen, drüsigen Organe der Raupen etwas mit den Versonschen Drüsen zu tun haben, bliebe noch zu untersuchen. Drüsige, ausstülpbare Gebilde bei den Lymantriidae sind von Klatt (1908) mit diesen homologisiert worden. Die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Lycaeniden mit den Lymantriiden wäre aber aus der Luft gegriffen, weil ausstülpbare Organe bei Raupen sehr verbreitet sind.

Die dicke Cuticula und ihre Faltenbildung sind sicherlich sehr alte Anpassungen, die unabhängig von den Drüsen und offenbar noch vor ihnen entstanden sind. Das kann man an *Nemeobius lucina* sehen, dessen Raupe zwar eine dicke Cuticula, aber weder Porenkuppeln noch Newcomer-Organe oder Tentakel hat. Ebenfalls sehr früh muß der Schlagreflex abgebaut worden sein. Allerdings kann die vermutete mutative Erhöhung seines auslösenden Schwellenwertes wieder rückgängig gemacht worden sein, so daß er bei manchen abgeleiteten Lycaenidenraupen (*Phasis thero*!) wieder wirken kann.

Die Faktoren, die bei einzelnen Raupenarten (*Maculinea*!) eine enge, einseitig abhängige Vergesellschaftung mit Ameisen bedingen, haben sicherlich in mutativen Verhaltensänderungen ihren Ausgangspunkt. Allerdings ist hier die Situation derart komplex, daß auch eine sehr vorsichtige Deutung unter dem absoluten Mangel an gesicherten Befunden leiden müßte. Auf keinen Fall kann man den simplifizierenden und lamarckistischen Ausführungen von Balduf (1938) und Hering (1926) zustimmen. Hingegen sind die Überlegungen von Brues (1936) akzeptabel.

Als abschließender wichtiger Gesichtspunkt muß die Einmaligkeit und Spezifität der Beziehungen der Lycaeniden zu den Ameisen herausgestellt werden. Es sind keine anderen Insekten bekannt, die mit Lycaenidenraupen ein enges, nicht aggressives Verhältnis eingehen. Andrerseits fehlen allen anderen sozialen Insekten jegliche Beziehungen zu diesen Raupen, und es gibt auch keine Parallelen dazu. Bei Apiden, Vespiden und Termiten gibt es zwar die allgemein von Abfällen lebenden Tineiden und auch fallweise einzelne Pyraliden, darüber hinaus aber nur Einmieter bzw. Synöken aus anderen Insektenordnungen. Hering (1926: 404) deutet an, daß möglicherweise die aberrante Unterfamilie Himantopterinae der Zygaenidae mit Termiten in näheren Beziehungen stünde, doch scheinen neue Meldungen darüber ausgeblieben zu sein. Die Lycaeniden entwickelten in

„gezielter" Anpassung an die Lebenweise der Ameisen anatomische, ethologische und physiologische Besonderheiten frühestens zu der Zeit, in der die betreffenden Ameisengruppen im Zusammenhang mit der Evolution anderer Organismen (Homoptera!) bzw. ihrer eigenen Metamorphosestadien die entsprechenden Verhaltensweisen und anatomischen Merkmale ausbildeten. Es darf darüber hinaus angenommen werden, daß die Ameisenbeziehungen für die Familie Lycaenidae ein so wesentlicher Evolutionsfaktor waren, daß sie unter anderem an der Entstehung der großen Artenzahl der Familie ihren Anteil haben mögen.

Zusammenfassung

Das Verhalten von 52 europäischen Ameisenarten gegenüber 34 Arten europäischer und zwei Arten südafrikanischer Lycaenidenraupen und 11 Arten europäischer Lycaenidenpuppen sowie das Verhalten der Raupen diesen Ameisen gegenüber wird in Freiland- und Laborversuchen untersucht. Im Zusammenhang damit werden Anatomie und Histologie der angepaßten Organe von 63 Arten Lycaenidenraupen und 39 Arten Lycaenidenpuppen aus 12 Unterfamilien dargestellt.

Die meisten Arten der Lycaeniden sind in ihrem Raupen- und Puppenzustand fakultativ mit Ameisen vergesellschaftet und zeigen ethologische, physiologische und anatomische Anpassungen an den Ameisenbesuch, die mit Hilfe von Signalkopien eine Aggression der Ameisen verhindern. Einzelne Arten der Lycaeniden unterhalten darüber hinaus enge, gattungsspezifische Beziehungen zu bestimmten Ameisen und sind als Sozialparasiten von ihnen abhängig. Als Symbiose kann kein einziger bekannt gewordener Fall der Vergesellschaftung gedeutet werden. Über die Evolution der Anpassungen werden Vorstellungen entwickelt.

LITERATUR

Aigner-Abafi, L., 1899, Myrmekophile *Lycaena*-Raupe. Ill. Z. Ent. (Neudamm) 3: 185—186.

———, 1899, Über die myrmekophile *Orion*-Raupe. Ill. Z. Ent. 4: 124.

———, 1900, *Lycaena jolas* O. Ill. Z. Ent. 5: 225—226.

Auel, H., 1928, Kleine biologische Mitteilungen (Lep.). Ent. Z. 42: 54.

Aurivillius, C., 1884, ohne Titel. Ent. Tidskr. 5: 190.

Autrum, H., 1936, Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. I. Untersuchungen an Ameisen. Eine allgemeine Theorie der Schallwahrnehmung bei Arthropoden. Z. vgl. Physiol. 23: 332—373.

Ayre, G. L., 1959, Food habits of *Formica subnitens* Creighton (Hym: Form.) at Westbank, British Columbia. Ins. soc. 6: 105—114.

———, 1960. Der Einfluß von Insektennahrung auf das Wachstum von Waldameisenvölkern. Naturwiss. 47: 502—503.

Ayyar, T. V. R., 1929, Notes on some Indian Lepidoptera with abnormal habits. J. Bombay nat. Hist. Soc. 33: 668—675.

Balduf, W. V., 1931, Carnivorous moths and butterflies. Illin. State Acad. Sci. Trans. 24: 156—164.

———, 1938, The rise of entomophagy among Lepidoptera. Amer. Nat. 72: 358—379.

Bartel, M., 1914, Über einige Lepidopteren-Arten der Uralsteppen. Mitt. Münch. Ent. Ges. 5: 5—25.

Barth, R., 1954, Estudos histólogicos nas células glandulares dos insetos peconhentos. II. Os órgãos urticantes da lagarta de *Megalopyge albicollis superba* Edwards (Lepidoptera, Megalopygidae). Mem. Inst. Osw. Cruz. 52: 125—147.

Beck, H., 1961, Vergleichende Untersuchungen über einige Verhaltensweisen von *Polyergus rufescens* Latr. und *Raptiformica sanguinea* Latr. Ins. soc. 8: 1—11.

Bell, T. R., 1915—1920, The Common Butterflies of the Plains of India. J. Bombay nat. Hist. Soc. 23: 482 ff.—27: 32.

Bernard, F., 1951, Super-Famille des Formicoidea Ashmead, 1905, in: Grassé, Traité de Zoologie 10 (2): 997—1104, Paris.

Beuret, H., 1953—1961, Die Lycaeniden der Schweiz. Basel.

Bischoff, 1909, ohne Titel. Berliner Ent. Z. 54: (19).

Bodenheimer, F. S. & H. Z. Klein, 1930, Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. II. Die Abhängigkeit der Aktivität bei der Ernteameise *Messor semirufus* E. André von Temperatur und anderen Faktoren. Z. vgl. Physs. 11: 345—385.

Bourquin, F., 1953, Notas sobre la metamorfosis de *Hamearis susanae* Orfila, 1953 con oruga mirmecófila (Lep. Riodin.). Rev. Soc. ent. argent. 16: 83—87.

Brian, M. V., 1955, Food collection by a Scottish ant community. J. Anim. Ecol. 24: 336—351.

Bruch, C., 1926, Orugas mirmecofilas de *Hamearis epulus signatus* - Stich. Rev. Soc. ent. argent 1: 1—9.

Brues, C. T., 1936, Aberrant feeding behaviour among insects and its bearing on the development of spezialized food habits. Quart. Rev. Biol. 11: 305—319.

Brun, R., 1952, Das Zentralnervensystem von *Teleutomyrmex schneideri* Kutt. ♀ (Hym. Formicid.). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 25: 73—86.

Cavill, G. W. K. & P. L. Robertson, 1965, Ant Venoms, Attractants, and Repellents. Science 149: 1337—1345.

Chapman, T. A., 1902, On the larva of *Liphyra brassolis* Westw. Entomologist 35: 225—228, 252—255.

———, 1904, Notes towards a life-history of *Thestor ballus*. Ent. Rec. 16: 254—260, 277—284.

———, 1910, *Agriades coridon* and ants. Ent. mon. Mag. 46: 215.

———, 1911, On the early stages of *Latiorina (Lycaena) orbitulus*, an amyrmecophilous Plebeiid 'Blue' butterfly. Trans. ent. Soc. Lond. 1911: 148—159.

———, 1912, On the early stages of *Albulina pheretes*, a Myrmecophilous Plebeiid blue butterfly. Trans. ent. Soc. Lond. 1912: 393—406.

———, 1914, A Contribution to the Life History of *Agriades thersites* Cantener. Trans. Ent. Soc. Lond. 1914: 285—308.

———, 1915, Contributions to the Life History of *Polyommatus eros*. Trans. ent. Soc. Lond. 1914: 469—481.

———, 1915a, A Contribution to the Life-History of *Plebejus zephyrus* v. *lycidas*. Trans. Ent. Soc. Lond. 1914: 482—484.

———, 1915b, On the early stages of *Latiorina (Lycaena) pyrenaica* Boisd. Trans. ent. Soc. Lond. 1915: 397—410.

———, 1915c, A contribution to the Life History of *Agriades escheri*, Hb. Trans. ent. Soc. Lond. 1915: 411—423.

———, 1915d, Notes on the early stages of *Scolitantides orion*, Pall. Trans. ent. Soc. Lond. 1915: 424—427.

———, 1916, What the larva of *Lycaena arion* does during its last instar. Trans. ent. Soc. Lond. 1915: 291—297.

———, 1916a, Observations completing an outline of the Life-History of *Lycaena arion*, L. Trans. ent. Soc. Lond. 1915: 298—312.

———, 1918, On the life history of *Lycaena alcon*, F. Etud. Lep. Comp. 16: 277—300.

———, 1919, Notes on *Lycaena alcon* F., as reared in 1918—1919. Trans. ent. Soc. Lond. 1919: 443—449.

———, 1919a, Contributions to the Life History of *Lycaena euphemus* Hb. Trans. ent. Soc. Lond. 1919: 450—465.

Chrétien, P., 1915, Note sur quelques Lycaenidae de la faune française (Lep.). Bull. Soc. ent. Fr. 1915: 135—139.

Clark, G. C., 1940, On the life-histories of some South African Lepidoptera. J. ent. Soc. S. Afr. 3: 42—56.

———, 1942, On the life-histories of some South African Lepidoptera. Part II. Rhopalocera. J. ent. Soc. S. Afr. 5: 111—118.

——— & C. G. C. Dickson, 1956, The honey gland and tubercles of larvae of the Lycaenidae. Lep. News 10: 37—43.

———, 1956a, Proposed classification of South African Lycaenidae from the early stages. J. ent. Soc. S. Afr. 19: 195—215.

Clark, G. C. & C. G. C. Dickson, 1960, The life-histories of two species of *Thestor* (Lepidopt.: Lycaenidae). J. ent Soc. S. Afr. 23: 278—283.

Clarke C. A., 1954, Breeding the Large Blue Butterfly in Captivity. Ent. Rec. 60: 210.

Clausen, C. P., Entomophagous insects. New York: Hafner 1962 (Neudruck von 1940).

Clench, H. K., 1955, Revised classification of the butterfly family Lycaenidae and its allies. Ann. Carnegie Mus. (Pittsb.) 33: 261—274.

Cripps, C. & T. H. E. Jackson, 1940, The life history of *Lachnocnema bibulus* (Fab.) in Kenya (Lepidopt. Lycaenidae). Trans. R. ent. Soc. Lond. 90: 449—452.

D——S, 1785, Entomologische Fragmente, in: Fuessly, Neues Magazin für die Liebhaber der Entomologie 2: 364—387.

Dadd, 1909, ohne Titel. Berl. Ent. Z. 54: (20).

Dethier, V. G., 1937, Cannibalism among Lepidopterous Larvae. Psyche 44: 110—115.

Dickson, C. G. C., 1947, The life-history of *Phasis thysbe* L. var. *nigricans* Aur. J. ent. Soc. S. Afr. 9: 178—192.

Diehl, F., 1930, Die erste erfolgreiche Zucht von *Lyc. alcon* F. und Beobachtungen über die Biologie der ersten Stände dieses Schmetterlings. Int. ent. Z. (Guben) 24: 35—42.

Dodd, F. P., 1902, Contribution to the life-history of *Liphyra brassolis* Westw. Entomologist 35: 153—156, 184—188.

Donisthorpe, H., 1916, Myrmecophilous notes for 1915. Ent. Rec. 28: 33—37.

———, 1927, The guests of British Ants. London: Routledge.

Downey, J. C., 1965, Thrips Utilize Exsudations of Lycaenidae. Ent. News 76: 25—27.

———, 1966, Sound production in pupae of Lycaenidae. J. Lep. Soc. 20: 129—155.

———, 1967, Sound production in Netherland Lycaenidae. Ent. Ber. 27: 153—157.

Ehrhardt, R., 1914, Über die Biologie und Histologie der myrmekophilen Organe von *Lycaena orion.* Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. 20: XC—XCVIII.

Ehrlich, P. R., 1957, The higher systematics of the Butterflies. Lep. News 11: 103—106.

———, 1958, The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). Univ. Kansas Sci. Bull. 39: 305—370.

Eichhorn, O., 1962, Zur Ökologie der Ameisen mitteleuropäischer Gebirgswälder. Habil. schrift Forstl. Fak. Univ. Göttingen.

———, 1964, Zur Verbreitung und Ökologie der hügelbauenden Waldameisen in den Ostalpen. Z. ang. Ent. 54: 253—289.

Eidmann, H., 1927, Ameisen und Blattläuse. Biol. Zentralbl. 47: 537—556.

Eisner, T. & W. L. Brown, 1958, The Evolution and Social Significance of the Ant Proventriculus. Proc. 10. Int. Congr. Ent. (Montreal) 2: 503—508.

Elfferich, N.W., 1963, Blauwtjesrupsen en mieren. De Levende Natuur 66: 145—155.

———, 1963a, Kweekervaringen met *Maculinea alcon* Schiff. Ent. Ber. 23: 46—52.

———, 1965, Enige opmerkingen over de biologie van *Plebejus argus* L. Ent. Ber. 25: 26—31.

Eltringham, H., 1940, The Larval Gland in *Lachnocnema bibulus* (Fab.). Trans. R. ent. Soc. Lond. 90: 452—453.

Escherich, K., 1906, Die Ameise. Braunschweig: Vieweg.

Fiori, G., 1957, „*Strymon ilicis*" Esp. (Lep. Lyc.). Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 22: 205—256.

Free, J.B., 1956, A study of the stimuli which release the food begging and offering responses of worker honeybees. Brit. J. Anim. Behaviour 4: 94—101.

Freyer, C. F., Neuere Beiträge zur Schmetterlingskunde 2: 121—122. Augsburg 1836.

Frohawk, F. W., 1903, The earlier stages of *Lycaena arion.* Entomologist 36: 57—60.

———, 1904, Life History of *Lycaena argiades.* Entomologist 37: 245—249.

———, 1906, Completion of the Life History of *Lycaena arion.* Entomologist 39: 145—147.

———, 1908, Life-history of *Lycaena acis.* Entomologist 41: 161—167.

———, 1913, Notes on the life-history of *Lycaena arion.* Entomologist 46: 321—324.

———, 1916, Further observations on the last stage of the larva of *Lycaena arion.* Trans. ent. Soc. Lond. 1915: 313—316.

———, 1924, Natural history of British Butterflies. 2 vol. London.

Gillmer, M., 1903, Die Entwickelungsgeschichte von *Lycaena arion,* Linn. Ent. Z. 17: 37—39, 41—43.

———, 1908, Das Überwinterungs-Stadium der Raupe von *Lycaena alcon.* Int. Ent. Z. 2: 239—240

Gösswald, K., 1932, Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes. Z. wiss. Zool. 142: 1—156.

———, 1935, Über Ameisengäste und -schmarotzer des mittleren Maingebiets. Ent. Z. 48: 176.

———, 1951, Zur Ameisenfauna des Mittleren Maingebietes mit Bemerkungen über Veränderungen seit 25 Jahren. Zool. Jb. Syst. Ökol. 80: 507—532.

———, Unsere Ameisen. 2 vol., Stuttgart: Kosmos 1954/1955.

———, Halberstadt, K., 1961, Zur Ameisenfauna der Rhön. Abh. Naturw. Ver. Würzburg 2: 27—34.

Goetsch, W., 1929, Untersuchungen an getreidesammelnden Ameisen. Naturwiss. 17: 221—226.

———, Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten. 2 Aufl. Leipzig: Geest & Portig 1953.

———, Eisner, H., 1930, Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen. II. Teil. Z. Morph. Ök. Tiere 16: 371—452.

Gross, F. J., 1959, Beobachtungen und Experimente zu einigen Reflexen von Raupen. Bonner Zool. Beitr. 10: 160—171.

Guenée, M., 1867, D'un organe particulier que présente une chenille de *Lycaena*. Ann. Soc. ent. Fr. 7: 665—668.

Guppy, J., 1904, Notes on the habits and early stages of some Trinidad Butterflies. Trans. ent. Soc. Lond. 1904: 225—228.

Harrison, J. W. H., 1905, Observations on *Polyommatus astrarche*. Ent. Rec. 17: 267—269.

Haskins, C. P., Whelden, R. M., 1954, Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia*. Ins. soc. 1: 33—37.

Heims, A., 1956, Über die Kutikulamuster der Wachsmotte *Galleria mellonella*. Roux Arch. 148: 538—568.

Henke, K., 1953, Über Zelldifferenzierung im Integument der Insekten und ihre Bedingungen. J. Embr. Exper. Morph. 1: 217—226.

Hepp, A., 1930, Der Fund einer Puppe von *Lycaena arion* L. im Freiland. Ent. Anz. 10: 433—435.

Hering, M., Biologie der Schmetterlinge. Berlin: Springer 1926.

Herzig, J., 1938, Blattlausmelkende Fliegen. Zool. Anz. 121: 18—20.

Hinton, H. E., 1951, Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera — a summary. Proc. South Lond. Ent. Nat. Hist. Soc. 1949—1950: 111—175.

Hobert, G., 1930, Die Schmetterlings-Fauna (Macrolepidoptera) von Mühlhausen in Thür. und Umgebung. Ent. Z. 44: 94.

Hölldobler, B., 1967, Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. I. Das Gastverhältnis der *Atemeles-* und *Lomechusa*-Larven (Col. Staphylinidae) zu *Formica* (Hym. Formicidae). Z. vgl. Phys. 56: 1—21.

Hübner, J., Beiträge zur Geschichte der Schmetterlinge. Augsburg 1786—89.

Ishimura, K., 1938, Life-history of *Lycaenopsis argiolus ladonides* de l'Orza. Kontyû (Tokyo) 12: 14—23.

Iwase, T., 1953, Aberrant feeders among Japanese Lycaenid larvae. Lep. News 7: 45—46.

———, 1955, The sixth aberrant feeder in Japan — *Spindasis takanonis* (Lyc.). Lep. News 9: 13—14.

Jackson, T. H. E., 1937, The early stages of some African Lycaenidae, with an account of the larval habits. Trans. R. ent. Soc. Lond. 86: 201—238.

Janmoulle, E., 1960, Quelques observations sur la chenille de *Maculinea xerophila* Bger (Lycaenidae). Lambill. 60: 5—7.

Jarvis, F. V. L., 1958—1959, Biological Notes on *Aricia agestis* (Schiff.) in Britain. Ent. Rec. 70: 141—148, 169—178, 71: 169—178.

Klatt, B., 1908, Die Trichterwarzen der Lipararidenlarven. Zool. Jb. Anat. 27: 135—170.

Kloft, W., 1959, Versuch einer Analyse der trophobiontischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. Biol. Zbl. 78: 863—870.

Kontuniemi, T., 1945, Wie überwintert *Glaucopsyche (Lycaena) alexis* Poda f. *schneideri* Strand (Lep., Lycaenidae). Ann. ent. fenn. 11: 124.

Krodel, E., 1904, Durch Einwirkung niederer Temperaturen auf das Puppenstadium erzielte Aberrationen der *Lycaena*-Arten: *corydon* Poda und *damon* Schiff. (Lep.). Allg. Z. Ent. 9: 103—106.

Krumins, R., 1952, Die Borstenentwicklung bei der Wachsmotte *Galleria mellonella* L. Biol. Zbl. 71: 183—210.

Kutter, H., 1926, Züchtung von Ameisen. In: Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden IX/1/2/3, Lief. 207, pp. 485—512.

———, 1961, Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica-rufa*-Gruppe 1960/61. Schweiz. Z. Forstwesen 1961: 788—797.

———, 1965, *Formica nigricans* Em. (= *cordieri* Bondr.) bona species ? Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 37: 138—150.

Lamborn, W. A., 1914, On the Relationship between certain West African Insects, especially Ants. Lycaenidae and Homoptera. Trans. ent. Soc. Lond. 1913: 436—498.

Lange, E., 1919, Beitrag zur Biologie von *Lycaena coridon* Poda. Dt. Ent. Z. Iris 33: 9—26.

Lange, R., 1960, Modellversuche über den Nahrungsbedarf von Völkern der Kahlrückigen Waldameise *Formica polyctena* Först. Z. ang. Ent. 46: 200—208.

Lawrence, D. A. & J. C. Downey, 1966, Morphology of the immature stages of *Everes comyntas* Godart (Lycaenidae). J. Res. Lep. 5: 61—96.

Lecharles, L., 1955, Myrmecophilie. Rev. fr. Lép. 15: 106.

Lenz., F., 1917, Der Erhaltungsgrund der Myrmekophilie. Z. indukt. Abst. Vererb. lehre 18: 44—46.

Lower, H., 1956, Terminology of the insect integument. Nature (Lond.) 178: 1355—1356.

Maidl, F., 1933, Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten. Wagner: Wien.

Malicky, H., 1961, Über die Ökologie von *Lycaeides idas* L., insbesondere über seine Symbiose mit Ameisen. Z. Arbgem. Öst. Ent. 13: 33—49.

———, 1968, Über den jahreszeitlichen Aktivitätsverlauf der Ameisen (Formicidae, Hymenoptera) auf den Apetloner Hutweiden (Burgenland). Wiss. Arb. Bgld. 40: 79—82.

———, 1969, Übersicht über Präimaginalstadien, Bionomie und Ökologie der mitteleuropäischen Lycaenidae (Lepidoptera). Mitt. Ent. Ges. Basel N.F. 19: 25 ff.

Markl, H., 1967, Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. I. Die biologische Bedeutung der Stridulation. Z. vgl. Phys. 57: 299—330.

Maslowscy, L. & M., 1923, Z biologji motyla: *Lycaena eumedon* Esp. Polskie Pismo Ent. 2: 24—30.

Le Masne, G., 1953, Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. Ann. sci. nat. Ser. 11, Zool. biol. anim. 15: 1—56.

———, & C. Torossian, 1965, Observations sur le comportement du Coléoptère myrmécophile *Amorphocephalus coronatus* Germar (Brenthidae), hôte des *Camponotus*. Ins. soc. 12: 185—194.

McDunnough, J., 1906—1907, Notes towards a Life-history of *Polyommatus donzelii*. Ent. Rec. 18: 313—316, 19: 12—18.

Möbius, 1917, ohne Titel. Iris 31: 142.

Mordwilko, A., 1907, Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. Biol. Cbl. 27: 212—224, 233—252.

Newcomer, E. J., 1912, Some observations on the relations of ants and Lycaenid caterpillars, and a description of the relational organs of the latter. J.N.Y. Ent. Soc. 20: 31—36.

De Nicéville, L., 1888, Butterflies and ants. J. Bombay nat. Hist. Soc. 3: 164—168.

Nixon, G. E., The association of ants with aphids and coccids. London: Commonw. Inst. Ent. 1952.

Osthelder, L., Die Schmetterlinge Südbayerns 1: 134. München 1925.

Otto, D., 1958, Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Ein Beitrag zur Biologie der roten Waldameise. Wiss. Abh. Dt. Ak. Ldw.wiss. 30: 1—169.

Pandazis, G., 1930, Über die relative Ausbildung der Gehirnzentren bei biologisch verschiedenen Ameisenarten. Z. Morph. Ök. Tiere 18: 114—169.

Panić, J., 1963, Das Verhalten von Ameisen gegenüber bodenbewohnenden Kleinarthropoden. Pedobiol. 2: 223—234.

Plötz, C., 1865, Eine neue Cavallerie. Ent. Z. (Stettin) 26: 115—116.

Powell, H., 1909, Notes on *Nomiades melanops*. Ent. Rec. 21: 61—62.

———, 1911, Symbiose de la chenille de *Lycaena iolas* et d'une fourmi. Et. Lép. Comp. 5: 1—9.

———, 1911a, Observations recueillies par M. Harold Powell Au cours de son exploration des environs d'Aflou (Sud-Oranais), pedant le printemps et l'été de l'année 1911, sur la symbiose des fourmis et des chenilles de *Lycaena*. Et. Lép. comp. 5: 85—96.

———, 1917, Observations biologiques concernant la *Lycaena alcon*. Et. Lép. comp. 14: 393—409.

———, 1917a, Observations relatives à *Lycaena armoricana*. Et. Lép. comp. 14: 420—460.

———, 1918, Compte Rendu de la recherche des chenilles de *Lycaena alcon* à la fin d'août et pendant les premiers jours de septembre 1918, à Laillé et dans la lande des Grêles, près Monterfil (Ille-et-Vilaine). Et. Lép. comp. 16: 273—276.

Powell, H. 1920, Suite aux observations sur les premiers états de *Lycaena alcon.* Et. Lép. comp. 17: 25—37.
———, 1920a, *Lycaena euphemus.* Et. Lép. comp. 17: 85—173.
Prideaux, R. M., 1910, Notes on the larva of *Agriades coridon.* Ent. Rec. 22: 199—200.
Purefoy, 1919, Bred *Lycaena arion.* Proc. ent. Soc. Lond. 1918: CLXVIII—CLXIX.
Rangnow, H., 1924, Beitrag zur Symbiose zwischen Lycaeniden und Ameisen. Int. Ent. Z. 18: 10—11.
Rayward, A. L., 1906, Larvae of *Lycaena corydon* and their association with ants. Entomologist 39: 197—198.
———, 1906a, Larvae of *Lycaena bellargus* and their Association with Ants. Entomologist 39: 219—220.
———, 1907, Larvae of *Polyommatus icarus* and their connection with ants. Ent. Rec. 19: 108—110.
Rehfous, M., 1913, Contribution à l'étude de „*Lycaena cyllarus*" Rott.. Observations biologiques. Bull. Soc. Lép. Genève 2: 238—250.
———. 1917, Contribution à l'étude des Lycénides. Fragments biologiques. Bull. Soc. Lép. Genève 3: 209—226.
———, 1939, Contribution à l'étude des Lycaenides. Fragments biologiques (deuxième note). Mitt. schweiz. ent. Ges. 17: 535—561.
———, 1954, Fournis et chenille des Lycénides. Mitt. schweiz. ent. Ges. 27: 38—42.
Richards, A. G., 1958, The cuticle of arthropods. Erg. Biol. 20: 1—26.
Roepke, W., 1909—1910, Lebensweise und Zucht von *Polyommatus baeticus* L. auf Java. Ent. Z. 23: 170—171, 175—176.
Ross, G. N., 1964, Life history studies on Mexican Butterflies. II. Early stages of *Anatole rossi,* a new myrmecophilous metalmark. J. Res. Lep. 3: 81—94.
———. 1966, Life-History Studies on Mexican Butterflies. IV. The Ecology and Ethology of *Anatole rossi,* a Myrmecophilous Metalmark (Lepidoptera: Riodinidae). Ann. Soc. Amer. 59: 985—1004.
Rühl, F., 1892, Die palaearktischen Grossschmetterlinge (sic!) und ihre Naturgeschichte. Leipzig: Heyne.
Sakagami, S. F. & K. Hayashida, 1962, Work efficiency in heterospecific ant groups composed of hosts and their labour parasites. Anim. Behav. 10: 96—104.
Sauter, W., 1968, Hilfstabellen zur Bestimmung europäischer Lycaeniden (Lep. Lycaenidae). Mitt. Ent. Ges. Basel N.F. 18: 1—18.
——— & E. De Bros, 1959, Note sur la faune des lépidoptères de Zeneggen. Bull. Murith., Soc. valais, sci. nat. 76: 107—129.
Schepdael, J., 1958, Le cycle biologique et la myrmécophilie de *Maculinea teleius* Bergstr. (= *Lycaena euphemus* Hbn.). Linn. Belg. 1: 17—27.
Schmidt, A., 1938, Geschmacksphysiologische Untersuchungen an Ameisen. Z.vgl. Phys. 25: 351—378.
Schneider, D., 1964, Insect antennae. Ann. Rev. Ent. 9: 103—122.
Schwenke, W., 1957, Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. und *Formica nigricans* Emery außerhalb einer Insekten-Massenvermehrung. Beitr. Ent. 7: 226—246.
Selzer, A., 1920, Die Beschreibung der bis jetzt noch unbekannten erwachsenen Raupe und der Puppe von *Lyc. alcon* F. und das erste Auffinden der Puppe im Ameisennest. Int. Ent. Z. 14: 84—87.
Simes, J. A., 1932, Some observations on *Agriades bellargus.* Entomologist 65: 227—229.
Skwarra, E., 1929, Die Ameisenfauna des Zehlaubruches. Schr. Phys. ökon. Ges. Königsberg i. Pr. 66: 1—174.
Soulié, J., 1955, Facteurs du milieu agissant sur l'activité des colonnes de récolte chez la fourmi *Cremastogaster scutellaris* Ol. (Hym. Form.). Ins. soc. 2: 173—177.
Spuler, A., 1908, Die Schmetterlinge Europas, vol. I. Stuttgart: Schweizerbart.
Srdinko, J., 1912, Beitrag zur Kenntnis von *L. orion.* Int. Ent. Z. 6: 102—103.
Stäger, R., 1929, Warum werden gewisse Insekten von den Ameisen nicht verzehrt? Z. wiss. Ins. biol. 24: 227—230.
Staudinger, O., 1889, Bemerkungen zu „Leben und Treiben der Ameisen". Iris 2: 275.
Stempffer, H., 1967, The genera of African Lycaenidae (Lepidoptera: Rhopalocera). Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.), Suppl. 10: 1—322.
St. Quintin, W. H., 1910, Ants and Lycaenid Larvae. Ent. Rec. 22: 72—73.
Stumper, R., 1922, Quantitative Ameisenbiologie. Biol. Zbl. 42: 435—440.

Takahashi, Y., 1959, The cuticle of some lepidopterous larvae II. Jap. J. appl. Ent. Zool. 3: 44—48.
Taylor, W. R., 1915, Larvae of *Lycaena corydon*. Entomologist 48: 123.
Thomann, H., 1901, Schmetterlinge und Ameisen. Beobachtungen über eine Symbiose zwischen *Lycaena argus* L. und *Formica cinerea* Mayr. Jahresber. Nat. Ges. Graub. 44: 1—40.
Tinbergen, N., 1956, Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens. Berlin-Hamburg: Parey, 2 Aufl.
Tutt, J. W., 1905—1909, A Natural History of the British Lepidoptera. Vol. 8—10. London: Sonnenschein und Berlin: Friedländer.
Viehmeyer, H., 1907, Vorläufige Bemerkungen zur Myrmekophilie der Lycaenidenraupen. Ent. Wochenbl. 24: 43, 50.
Viette, P., 1957, Les Lépidoptères des nids. Bull. Soc. ent. Fr. 62: 107—122.
Vorbrodt, K., 1911, Die Schmetterlinge der Schweiz. Bern. Vol. 1.
Wallis, D. I., 1961, Food-sharing behaviour of the ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca*. Behaviour 17: 17—47.
———, 1962, Behaviour patterns of the ant, *Formica fusca*. Anim. Behav. 10: 105—111.
———, 1962a, Aggressive behaviour in the ant, *Formica fusca*. Anim. Behav. 10: 267—274.
———, 1963, A comparison of the response to aggressive behaviour in two species of ants, *Formica fusca* and *Formica sanguinea*. Anim. Behav. 11: 164—171.
———, 1964, The foraging behaviour of the ant, *Formica fusca*. Behaviour 23: 149—176.
Walther, H., 1917, ohne Titel. Iris 31: 142.
Warnecke, G., 1932—1933, Übersicht über die bisher als myrmekophil bekannt gewordenen paläarktischen Schmetterlingsraupen der Familie der Lycaenidae. Int. Ent. Z. 26: 165—171, 215—219, 238—242, 285—291, 375—378, 431—433, 460—462, 479—480, 514—516, 27: 44—46, 121—127, 145—150, 178—180, 305—309.
Way, M. J., 1950, The structure and development of the larval cuticle of *Diataraxia oleracea* (Lepidoptera). Quart. J. micr. Sci. 91: 145—182.
Weber, H., Lehrbuch der Entomologie. Jena: Fischer 1933.
———, Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl. Stuttgart: Fischer 1954.
Wellenstein, G., 1954, Die Insektenjagd der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. ang. Ent. 36: 185—217.
Wheeler, W. M., 1910, Ants — their structure, development and behaviour. New York: Columbia Univ. Press 3. Aufl.
Wichmann, H. E., 1955, Das Schutzverhalten von Insekten gegenüber Ameisen. Z. ang. Ent. 37: 507—510.
Wickler, W., 1964, Signalfälschung, natürliche Attrappen und Mimikry. Umschau (Frankfurt/M.) 64: 581—585.
Wigglesworth, V. B., 1948, The insect cuticle. Biol. Rev. (Cambridge) 23: 408—451.
———, 1957, The physiology of insect cuticle. Ann. Rev. Ent. 2: 37—54.
———, 1959, Physiologie der Insekten. 2. Aufl. Basel und Stuttgart: Birkhäuser.
Wilcke, J., 1947, Nieuwe gegevens over de Biologie van *Lycaena alcon* F. Tijd. Ent. 87: 537—542.
Winterstein, A., 1927, Einiges über die Lebensweise von *Lycaena euphemus* Hb. und *Lyc. arcas* Rott Int. Ent. Z. 21: 125—128.
Zellner, P. C., 1852, Die Raupe von *Polyommatus corydon*. Ent. Z. (Stettin) 13: 425—428.
Zerny, H., 1910, Über myrmekophile Lepidopteren. Verh. zo. bot. Ges. Wien 60: (93)—(103).
Zimmerman, E. C., 1958, Insects of Hawaii. Vol. 7: Macrolepidoptera. Honolulu.
Zwölfer, H., 1958, Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Hom., Aph.) (Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini und Fordinae). 4. Teil. Z. ang. Ent. 43: 1—52.